ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 69
5
МАЙ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1984

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 69 (1984) № 5

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И.-К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhutzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Т. А. Бравал* и *Л. Б. Наместникова*

Сдано в набор 9.02.84. Подписано к печати 23.05.84. М-30723. Формат бумаги 70×108 1/16.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. [illegible] печ. л. 14.70.
Усл. кр.-отт. 15.14. Уч.-изд. л. 17.15. Тираж 2257. Тип. зак. 1225.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение. 199164, Ленинград, [illegible], Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового [illegible] Первая типография издательства «Наука»,
[illegible] Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.84 : 581.45 : 551.453 (517.3)

Ю. В. Гамалей

АНАТОМИЯ ЛИСТА У РАСТЕНИЙ ПУСТЫНИ ГОБИ

YU. V. GAMALEY. THE LEAF ANATOMY OF GOBI PLANTS

Изучены морфология и анатомия листа наиболее характерных представителей флоры пустыни Гоби. Материал собран на 6 стационарных участках, расположенных вдоль 170-километрового меридионального профиля. Составлена гистологическая характеристика листа для 47 видов. Выделено 6 типов листовой анатомии (мезоморфный, 3 склероморфных и 2 суккулентных). Показана связь этих типов с почвенно-климатическими особенностями природных подзон Гоби. Обсуждаются основные направления структурной адаптации растений в аридной среде.

Структура листа — простой и достаточно надежный диагностический признак для оценки взаимоотношений растений и среды. Эколого-анатомические исследования показали, что в пустынных экосистемах существует большое разнообразие форм ксероморфизма листьев. Вероятно, этим частично объясняется противоречивый характер описаний признаков ксероморфизма листьев, приводимых авторами, работавшими с разными объектами и использовавшими разные подходы (флористический, филогенетический, онтогенетический, экспериментальный) для выяснения зависимости структуры листа от экологических факторов. Изучение структуры листа у ксерофитов Гоби представляет самостоятельный интерес в связи со спецификой почвенно-климатических условий центрально-азиатской пустынной области. Кроме того, полезно сопоставить эти данные с анатомическими данными, полученными для растений других аридных областей Земли (Каракумы: Василевская, 1954; Нэгив: Evenari, 1938; Fahn, 1964; Патагония: Pyykkö, 1966; Аризона: Lersten, Carvey, 1974; Калифорния: Bissing, 1982; Западная Австралия: Seddon, 1974; Goble-Garratt e. a., 1981).

Материал и методы

Исследования анатомии листьев проводили в составе Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции в течение полевого сезона 1980 г. с последующей лабораторной обработкой образцов в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в 1981—1982 гг. Анатомические исследования составляли часть программы комплексных исследований экосистем Гоби, проводимых в течение нескольких лет на 6 стационарных участках, расположенных вдоль 170-километрового меридионального профиля Заалтайской Гоби. Почвенно-климатическая характеристика участков наблюдений представлена в работах, опубликованных в сборнике «Итоги изучения пустынных экосистем Заалтайской Гоби» (1980).

Изученные 47 видов (см. таблицу) — наиболее распространенные представители флоры всех природных подзон Гоби (остепненных, настоящих и крайнеаридных пустынь), в том числе все доминанты и содоминанты растительных сообществ. Среди них преобладают ксерофиты склероморфного и суккулентного типов, имеющие настоящие листья. Афилльные ксерофиты представлены всего несколькими видами. Мезофиты, взятые в качестве объектов наблюдения, относятся к растительности оазиса Эхийн-Гол.

Исследования структуры листа проводили методами световой микроскопии, в полевых условиях на свежем нефиксированном материале, окрашенном саф-

© Издательство «Наука». «Ботанический журнал». 1984 г.

Краткая характеристика объектов наблюдений

№ группы	Тип листа	Тип мезофилла	Вид	Семейство	Распространение			
					остепненные пустыни	настоящие пустыни	крайнеаридные пустыни	оазисы
I	Мезоморфный	Дорсивентральный	*Cynanchum sibiricum*	*Asclepiadaceae*				+
		»	*Sophora alopecuroides*	*Fabaceae*				+
		»	*Sphaerophysa salsula*					+
		»	*Glycyrrhiza uralensis*					+
		»	*Chenopodium album*	*Chenopodiaceae*				+
		»	*Convolvulus arvensis*	*Convolvulaceae*				+
II	Склероморфный двудольных	Изолатеральный	*Astragalus monophyllus*	*Fabaceae*	+	+		
		»	*A. grubovii*			+		
		»	*A. pavlovii*		+	+		
		»	*Oxytropis aciphylla*		+			
		»	*Caragana leucophloea*		+			
		»	*Arnebia fimbriata*	*Boraginaceae*		+	+	
		»	*Ajania fruticulosa*	*Asteraceae*	+		+	
		»	*Artemisia scoparia*		+	+	+	
		»	*Asterothamnus centrali-asiaticus*		+			
		»	*Dontostemon elegans*	*Brassicaceae*	+			
		»	*Populus diversifolia*	*Salicaceae*				+
III	Склероморфный злаков	Гомогенный	*Achnatherum splendens*	*Poaceae*				++
		»	*Elymus dasystachys*					+
		»	*Stipa glareosa*		++	+		
		»	*Phragmites australis*					++
IV	Склероморфный злаков с хлоренхимной обкладкой пучков:							
	а) хлоридоидный	Радиальный	*Cleistogenes songorica*		+	+		
		»	*Aeluropus micrantherus*					+
		»	*Chloris virgata*			+		

Продолжение

№ группы	Тип листа	Тип мезофилла	Вид	Семейство	Распространение			
					остепненные пустыни	настоящие пустыни	крайне-аридные пустыни	оазисы
	б) аристидоидный	Радиальный	*Aristida heymannii*	*Poaceae*	+	+	+	
V	Суккулентный	Изолатеральный	*Zygophyllum xanthoxylon*	*Zygophyllaceae*	+		+	
		»	*Z. gobicum*			+	+	
		»	*Z. potaninii*		+	+	+	
		»	*Nitraria sibirica*					+
		»	*N. sphaerocarpa*			++	+	
		»	*Peganum harmala*					++
		»	*Lycium ruthenicum*	*Solanaceae*				++
		»	*Suaeda corniculata*	*Chenopodiaceae*			+	
		Центрический	*Kalidium foliatum*				+	
		»	*Sympegma regelii*		+	++	+	
		»	*Reaumuria songarica*	*Tamaricaceae*	+	++	+	+
		»	*Allium polyrhizum*	*Alliaceae*	++			
		»	*A. mongolicum*		++	+		
VI	Суккулентный с хлоренхимной обкладкой пучков:							
	а) атриплекоидный	Радиальный	*Atriplex sibirica*	*Chenopodiaceae*				+
	б) кохиоидный	»	*Bassia hyssopifolia*		+	+	+	+
	в) сальзолоидный	Центрический	*Salsola arbuscula*			++	+	
		»	*S. collina*					+
		»	*S. australis*					+
		»	*Micropeplis arachnoidea*		+	+	+	+
		»	*Anabasis brevifolia*		++	++	+	
		»	*Iljinia regelii*				++	
		»	*Haloxylon ammodendron* *			++	++	

Примечание. Двумя знаками плюс (++) отмечена частая встречаемость (доминанты и содоминанты сообществ), одним знаком (+) — редкая встречаемость; звездочкой отмечен *Haloxylon ammodendron*, отнесенный к VI группе в связи со сходством анатомической структуры его стеблей с листьями сальзолоидного типа.

ранином, в лабораторных условиях — на материале, фиксированном 3%-ным глутаровым альдегидом и 2%-ной осмиевой кислотой и заключенном в эпоксидную смолу. Данные о количественном соотношении тканей в листе, использованные для составления гистограмм, получены в результате анализа снимков поперечных срезов листа с помощью морфометрических сеток случайного шага (Parkhurst, 1982). Остальные морфометрические показатели получены прямыми измерениями на препаратах или снимках.

Результаты исследования

В ходе исследований для каждого из 47 видов составлена подробная гистологическая характеристика листа, включающая такие признаки, как состав и количественное соотношение тканей, парциальный объем межклетников, тип мезофилла и число слоев в нем, тип проводящих пучков, тип и плотность распределения устьиц и трихомов, встречаемость идиобластов, склереид, волокон, гидроцитов и др. Сгруппировав растения по сходству анатомической структуры, мы выделили шесть типов листовой анатомии (см. таблицу), практически исчерпывающих все структурные вариации, встречающиеся у растений Гоби. Приведенное ниже описание типов составлено путем отбора наиболее характерных морфологических и анатомических признаков для всех растений, входящих в группы.

I группа объединяет растения, имеющие мезоморфные листья. Это довольно крупные по площади листья (более 2 см^2), плоские, с черешком и пластинкой, иногда прилистниками, цельные, лопастные, рассеченные или сложные. Тип мезофилла — дорсивентралвный (рис. 1, *а—г*). У *Chenopodium* он сближается с гомогенным типом, у *Sophora* и *Sphaerophysa* — с изолатеральным. Число слоев палисады варьирует от 2 (*Cynanchum*, *Convolvulus*) до 4 (*Glycyrrhiza*), число слоев губчатой паренхимы — 4—5. Эпидерма крупноклетная, часто с идиобластами (*Sphaerophysa*). Верхняя и нижняя эпидермы по размеру клеток почти не отличаются. Устьица обычно аномоцитные, неориентированные. Число их варьирует в пределах от 60 (*Chenopodium*, *Sophora*) до 120 (*Glycyrrhiza*) на 1 мм^2; размер различен и, как правило, обратно пропорционален плотности распределения. У *Cynanchum* и *Convolvulus* листья гипостоматические, у остальных — амфистоматические. Опушение может отсутствовать (*Cynanchum*, *Convolvulus*, *Chenopodium*), быть редким (*Glycyrrhiza*), односторонним (*Sphaerophysa*, снизу) или густым на обеих сторонах листа (*Sophora*); высота опушения у *Glycyrrhiza* и *Sophora* до 1.5 мм. Составлено опушение одноклеточными мертвыми волосками (*Sophora*, *Sphaerophysa*) или многоклеточными железистыми трихомами (*Glycyrrhiza*). Гиподерма отсутствует. У *Sophora* под эпидермой в мезофилле располагаются крупные (диаметром более 100 мкм) идиобласты (слизевые клетки). Подустьичные полости выражены у всех растений; у *Glycyrrhiza* они гипертрофированы до такой степени, что расчленяют палисаду на узкие тяжи (рис. 1, *в*). Сеть жилкования довольно редкая (10—15 ареолей на 1 мм^2), открытого типа. Число порядков жилкования — 4—5, форма ареолей нерегулярная. Проводящие пучки коллатеральные. Средняя жилка у всех содержит склеренхиму и (или) колленхиму. У *Cynanchum* жилки 2—5-го порядков также имеют склеренхимную обкладку, в крупных жилках с продолжениями, выходящими на верхнюю и нижнюю эпидерму (рис. 1, *б*). У *Convolvulus* и *Glycyrrhiza* обкладки проводящих пучков неспециализированные хлоренхимные; у *Sophora* и *Sphaerophysa* — паренхимные, близкие по структуре к водоносной паренхиме.

Несмотря на большое разнообразие структурных деталей, тканевый состав листа в этой группе растений оказался сходным (рис. 2, *I*). У всех растений на долю хлоренхимы приходится 45—50% объема листа, эпидермы — 5—8, проводящих тканей — 4—8, межклетники занимают 40—45%. Более низкий объем межклетников у *Sophora* и *Sphaerophysa*, так же как и ряд других признаков (тенденция к изолатеральности, наличие водоносной паренхимной обкладки вокруг пучков, опушения, слизевых клеток), свидетельствуют о сближении их с группой склероморфных растений.

II группа составлена из растений, имеющих склероморфные листья. Это мелкие (не более 2—3 см^2), плоские листья, в большинстве случаев сидячие, с цельной или рассеченной пластинкой, прилистники редки. Характерными чертами анатомии являются изолатеральность и амфистоматичность (рис. 1, *д—ж*). Мезофилл плотный, многослойный, составленный целиком из клеток палисадного типа. Число слоев палисады на каждой стороне листа варьирует от 2 (*Ajania, Artemisia*) до 4—5 (*Caragana*). Эпидерма однослойная, одинаковая на обеих сторонах листа. Устьица неориентированные (за исключением видов *Ajania*, *Artemisia*, *Arnebia*, у которых они располагаются вдоль оси листа), число их варьирует от 50 до 150 на 1 мм^2, размер также различен. У многих видов устьица погруженные, прикрытые трихомами. Опушение обычно плотное, состоящее из мертвых одноклеточных волосков. Число волосков — от 20 (*Arnebia*) до 180—200 (*Astragalus grubovii*. *Asterothamnus*) на 1 мм^2, длина — от 1.5 (*Astragalus grubovii*) до 4 (*Arnebia*) мм. Листья некоторых видов имеют одностороннее опушение (*Astragalus pavlovii* — абаксиальное, *Caragana* — адаксиальное) или не имеют его вообще (*Dontostemon*, *Populus*). Среди основных эпидермальных клеток могут быть идиобласты с крупными кристаллами (виды *Astragalus*). Гиподерма встречается у *Populus* (однослойная) и *Caragana* (однослойная абаксиальная). Для *Populus* характерны крупные подустьичные полости, возникающие вследствие отсутствия клеток гиподермы под устьицами; у остальных видов подустьичные полости не выражены (рис. 1, *д—ж*). Жилкование может быть и открытым, и закрытым; число порядков жилкования — 3—4, ареоли сравнительно мелкие (15—20 на 1 мм^2). Проводящие пучки коллатеральные, с большим количеством склеренхимы, особенно в крупных жилках. У *Oxytropis* и *Caragana* жилки всех порядков имеют склеренхиму (рис. 1, *ж*). Окончания проводящей системы в ксилемной части, помимо трахеальных элементов и волокон, могут содержать гидроциты (кроме видов *Astragalus*). Обкладки проводящих пучков склеренхимные (*Asterothamnus*. *Populus*) или паренхимные водоносные (*Astragalus*, *Dontostemon*, *Ajania*, *Artemisia* — рис. 1, *д*, *е*). Проводящие пучки *Arnebia*, *Caragana*, *Oxytropis* расположены прямо в палисадной паренхиме (рис. 1, *ж*).

По тканевому составу листа эта группа растений выглядит еще более однородной (рис. 2, *II*). По сравнению с мезоморфными склероморфные листья отличаются большим объемом хлоренхимы (55—60%) и очень малым объемом межклетников (10—15%).

III группа включает злаки фестукоидного и арундиноидного типов, имеющие склероморфные листья с характерной для злаков морфологией и анатомией. Листья линейные, состоящие из пластинки и влагалища, переменной величины и формы в связи со способностью скручиваться или складываться при изменениях водного режима. Мезофилл гомогенный, сложенный из клеток нерегулярной формы (рис. 1, *з*, *и*). Ближайшие к проводящим пучкам клетки напоминают по форме палисадные и ориентированы радиально относительно пучков, в межпучковых зонах клетки лопастные (рис. 1, *и*). Несмотря на нерегулярность формы клеток, мезофилл плотный, с малым объемом межклетников. Эпидерма однослойная, различающаяся по клеточному составу на адаксиальной и абаксиальной сторонах. Основную часть эпидермы составляют узкие, ориентированные вдоль оси листа клетки с утолщенными извилистыми стенками. На адаксиальной стороне, помимо них, имеются крупные тонкостенные пузыревидные клетки, трихомы; на абаксиальной — клетки устьичного аппарата, парные клетки, трихомы. Опушение одинаковое на обеих сторонах (*Elymus*) или более мощное на адаксиальной стороне (*Stipa*), состоит из мертвых 1—2-клеточных волосков. Длина волосков — от 0.4 (*Achnatherum*, *Phragmites*) до 1 (*Elymus*) мм. Устьица парацитные, погруженные, расположены правильными рядами и прикрыты волосками; число их — от 80 (*Achnatherum*) до 120 на 1 мм^2 (*Stipa*, *Phragmites*). Гиподерма склеренхимная, 1—2-слойная, абаксиальная (*Stipa*, *Achnatherum*) или адаксиальная (*Elymus*), сплошная (*Stipa*) или разделенная на отдельные полосы (*Elymus*, *Achnatherum*). Жилкование параллельное, пучки 2—3 типов, различающиеся по величине и клеточному составу. Все пучки имеют две обкладки: наружную паренхимную и внутреннюю склеренхимную (местомную). У фестукоидных злаков (*Stipa*, *Elymus*, *Achnatherum*) обе обкладки мелкоклетные (рис. 1, *з*), у арундиноидных (*Phragmites*) клетки

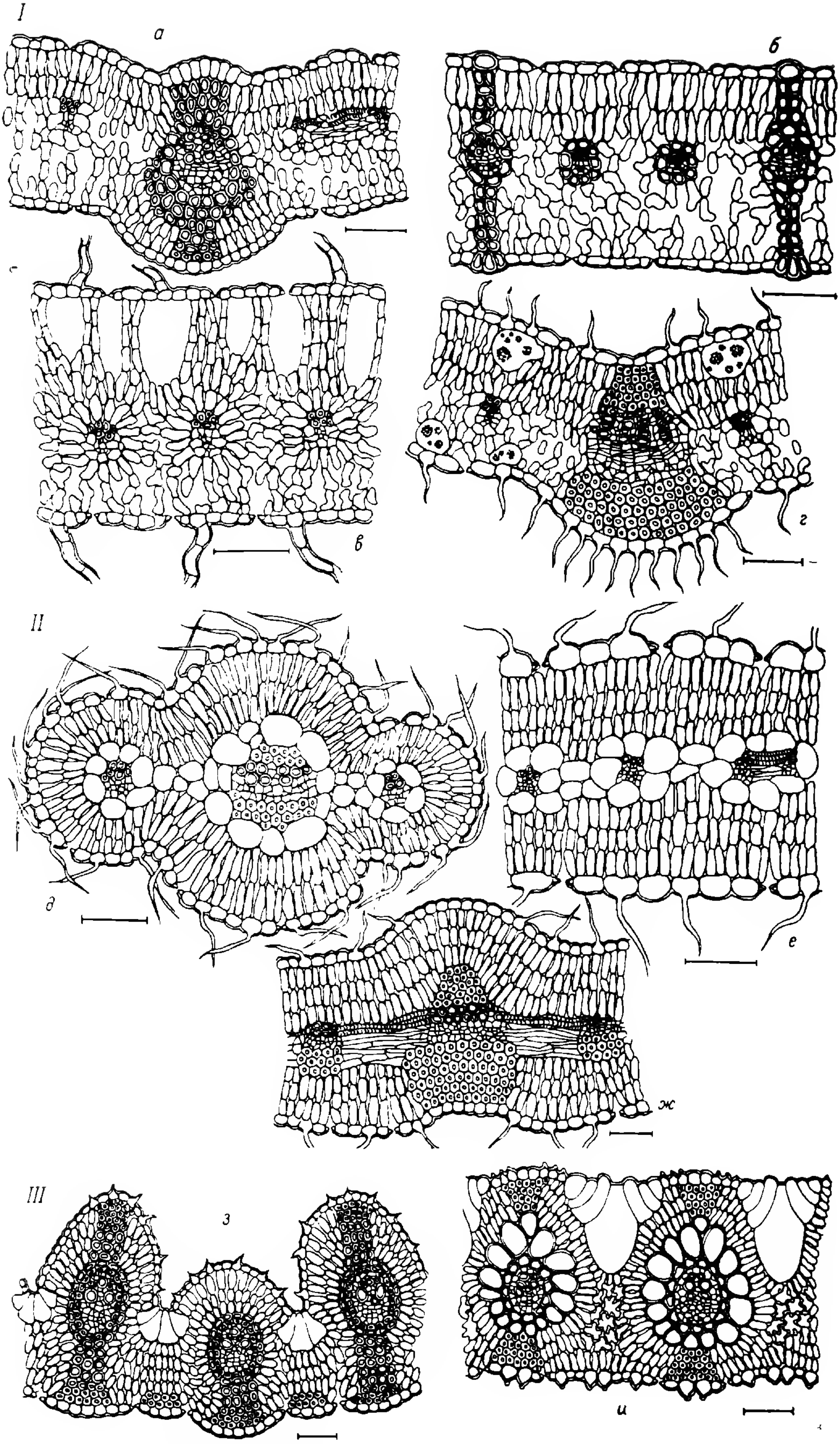
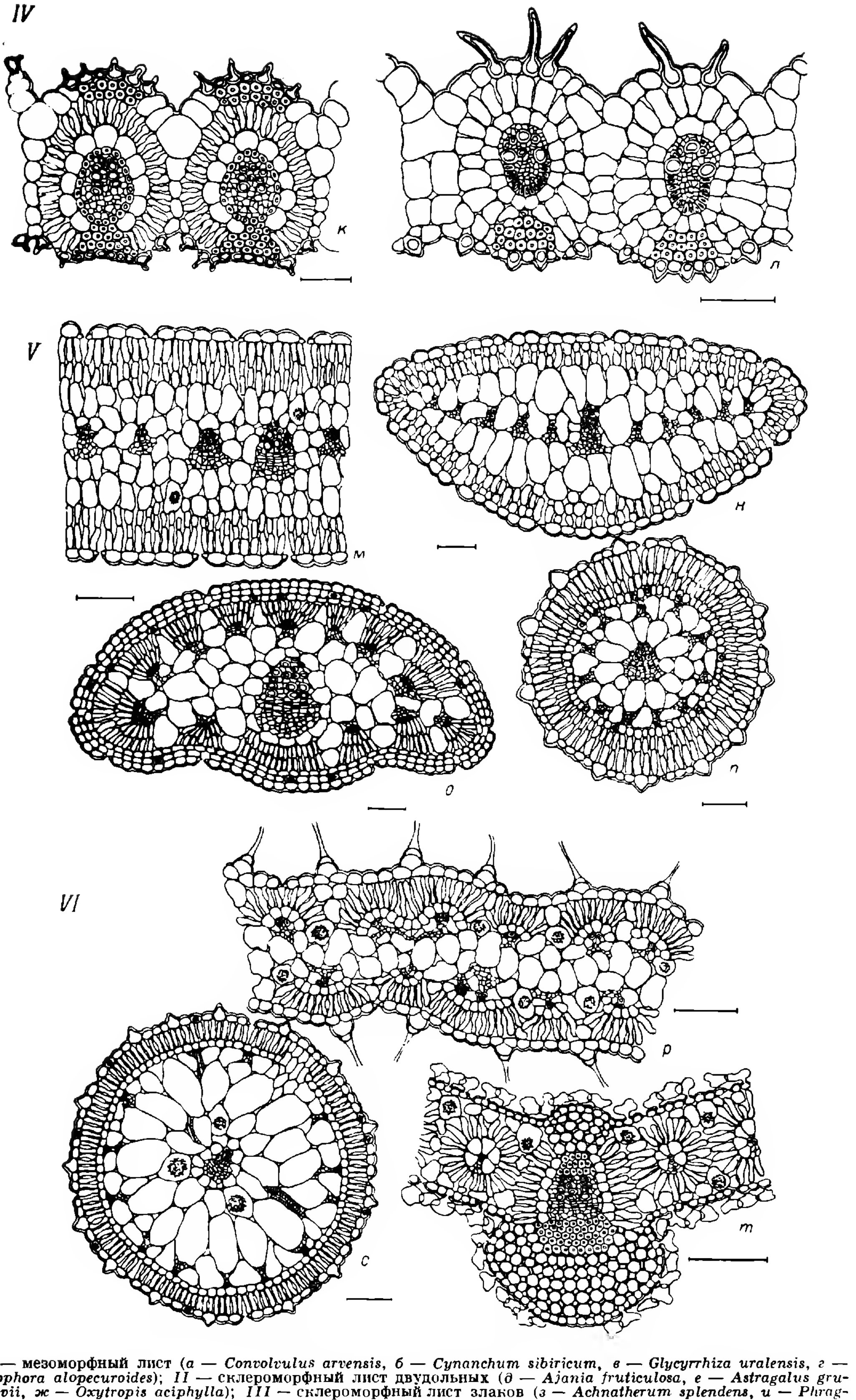


Рис. 1. Типы структуры листа, характерные для растений Гоби.



I — мезоморфный лист (*а* — *Convolvulus arvensis*, *б* — *Cynanchum sibiricum*, *в* — *Glycyrrhiza uralensis*, *г* — *Sophora alopecuroides*); *II* — склероморфный лист двудольных (*д* — *Ajania fruticulosa*, *е* — *Astragalus grubovii*, *ж* — *Oxytropis aciphylla*); *III* — склероморфный лист злаков (*з* — *Achnatherum splendens*, *и* — *Phragmites australis*); *IV* — склероморфный лист злаков с хлоренхимной обкладкой пучков (*к* — *Aeluropus micrantherus*, *л* — *Aristida heymannii*); *V* — суккулентный лист (*м* — *Nitraria sphaerocarpa*, *н* — *Suaeda corniculata*, *о* — *Zygophyllum xanthoxylon*, *п* — *Sympegma regelii*); *VI* — суккулентный лист с хлоренхимной обкладкой пучков (*р* — *Bassia hyssopifolia*, *с* — *Micropeplis arachnoidea*, *т* — *Atriplex sibirica*). Все листья представлены поперечными срезами, масштабная линейка равна 100 мкм.

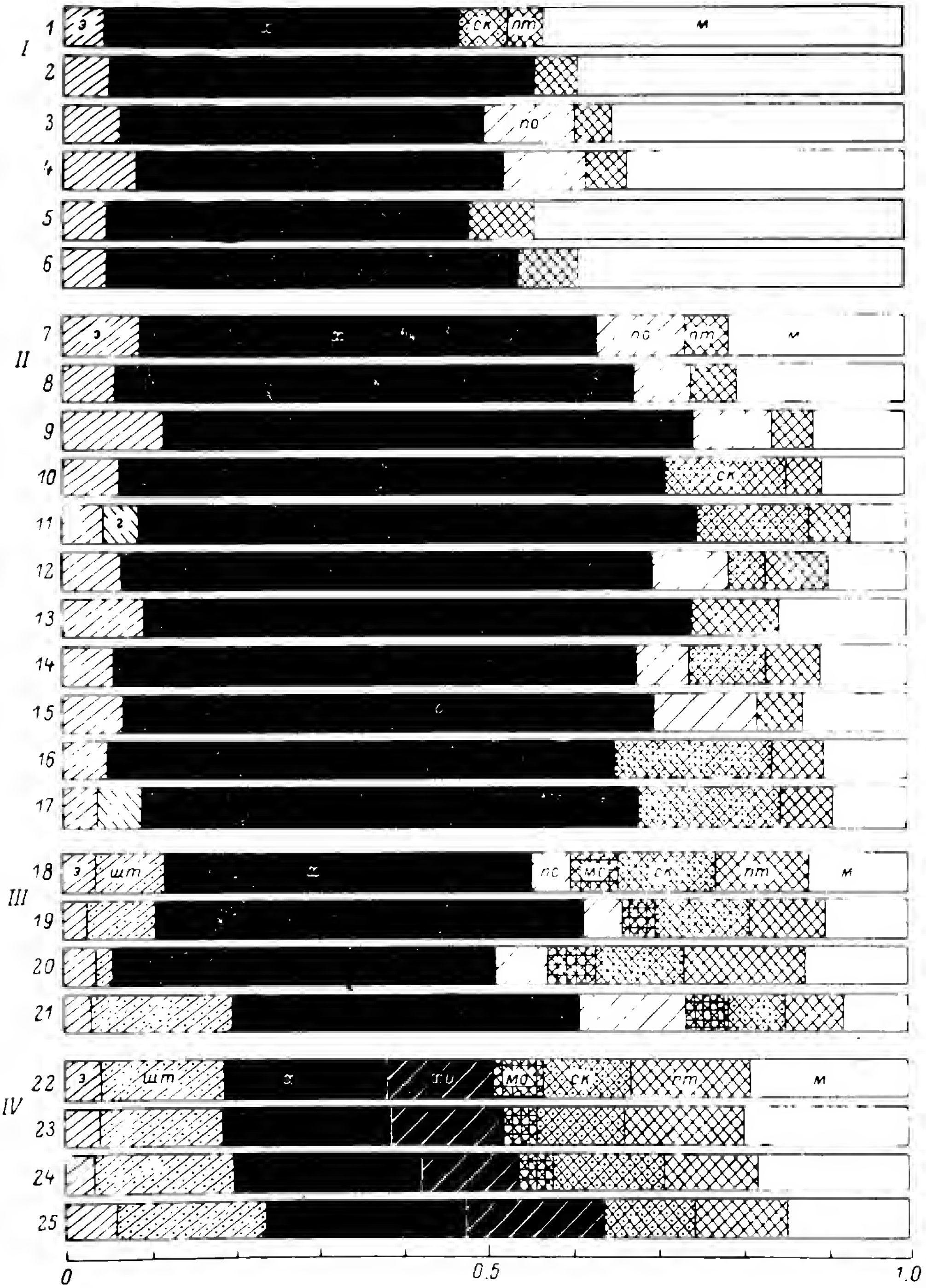


Рис. 2. Количественное соотношение тканей в листьях разных типов (в процентах).

I — мезоморфные листья (*1* — *Cynanchum sibiricum*, *2* — *Convolvulus arvensis*, *3* — *Sophora alopecuroides*, *4* — *Sphaerophysa salsula*, *5* — *Glycyrrhiza uralensis*, *6* — *Chenopodium album*); *II* — склероморфные листья двудольных (*7* — *Astragalus monophyllus*, *8* — *A. pavlovii*, *9* — *A. grubovii*, *10* — *Oxytropis aciphylla*, *11* — *Caragana leucophloea*, *12* — *Dontostemon elegans*, *13* — *Arnebia fimbriata*, *14* — *Ajania fruticulosa*, *15* — *Artemisia scoparia*, *16* — *Asterothamnus centrali-asiaticus*, *17* — *Populus diversifolia*); *III* — склероморфные листья злаков (*18* — *Achnatherum splendens*, *19* — *Elymus dasystachys*, *20* — *Stipa glareosa*, *21* — *Phragmites australis*); *IV* — склероморфные листья злаков с хлоренхимной обкладкой пучков (*22* — *Chloris virgata*, *23* — *Cleistogenes songorica*, *24* — *Aeluropus micrantherus*, *25* — *Aristida heymannii*); *V* — суккулентные листья (*26* — *Zygophyllum xanthoxylon*, *27* — *Z. gobicum*, *28* — *Z. potaninii*, *29* — *Nitraria sibirica*, *30* — *N. sphaerocarpa*, *31* — *Peganum harmala*, *32* — *Lycium ruthenicum*, *33* — *Suaeda corniculata*, *34* — *Kalidium foliatum*, *35* — *Sympegma regelii*, *36* — *Reaumuria songarica*, *37* — *Allium polyrhizum*, *38* — *A. mongolicum*); *VI* — суккулентные листья с хлоренхимной обкладкой пучков (*39* — *Atriplex sibirica*, *40* — *Bassia hyssopifolia*, *41* — *Salsola arbuscula*, *42* — *S. collina*, *43* — *S. australis*, *44* — *Micropeplis arachnoidea*, *45* — *Anabasis brevifolia*, *46* — *Iljinia regelii*, *47* — *Haloxylon ammodendron*). Гистограммы построены по данным измерения парциальных объемов тканей. Обозначения тканей: *э* — эпидерма, *г* — гиподерма, *шт* — шарнирная ткань, *х* — хлоренхима, *хо* — хлоренхимная обкладка, *по* — паренхимная обкладка, *мо* — местомная обкладка, *вп* — водоносная паренхима, *с* — склеренхима, *пт* — проводящие ткани, *м* — межклетники.

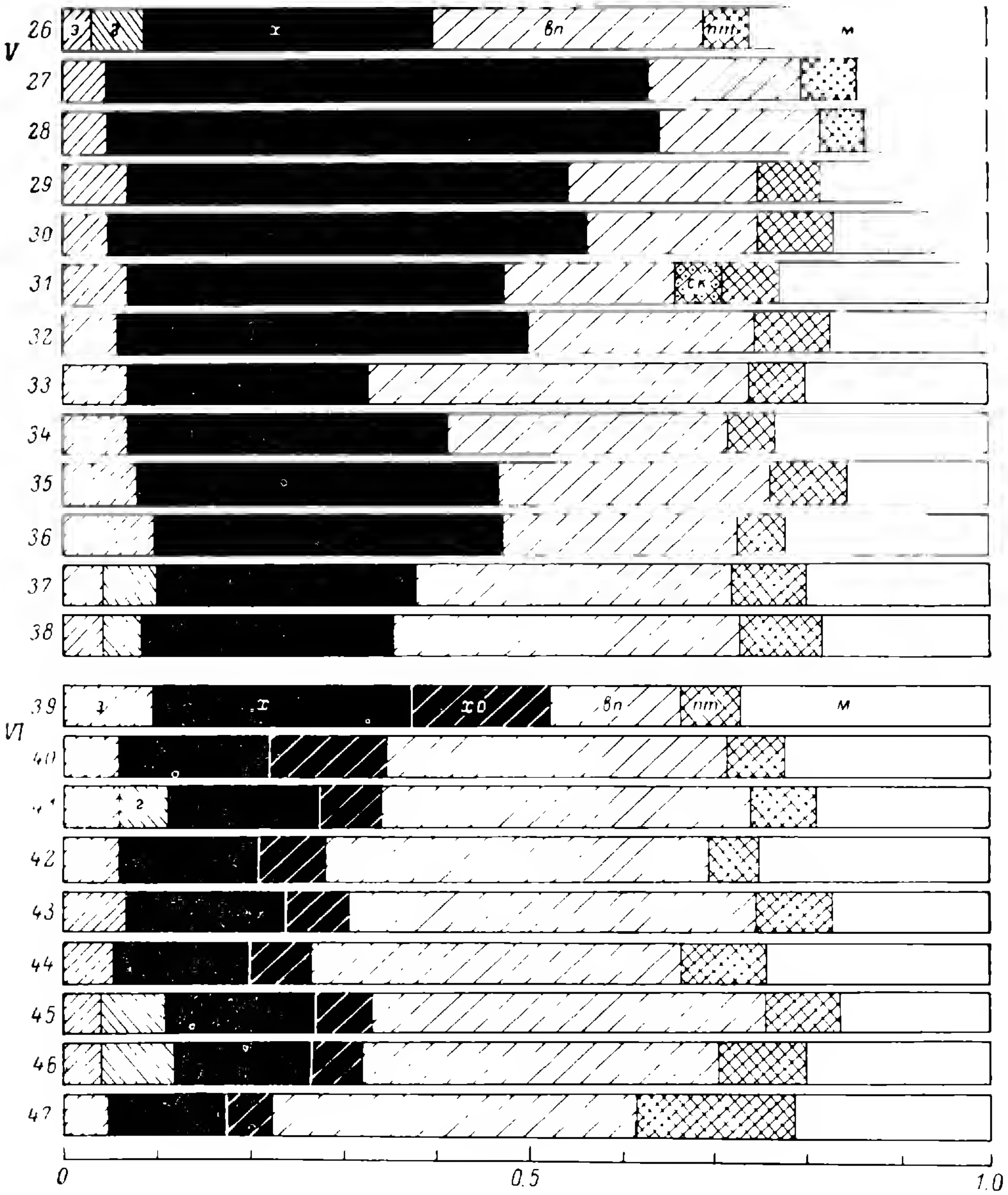


Рис. 2 (*продолжение*).

паренхимной обкладки очень крупные, сильно вакуолизированные, близкие по структуре к клеткам водоносной паренхимы (рис. 1, *и*). У всех растений листья сильно склерифицированные, волокна собраны в продольные тяжи, расположенные между проводящими пучками и эпидермой (рис. 1, *з*, *и*). Мелкие пучки могут быть связаны склеренхимой только с абаксиальной эпидермой. Наиболее склерифицированы края листа, где волокна входят в состав эпидермы.

По морфологии и анатомии листа злаки сильно отличаются от склерофилльных двудольных, но по процентному соотношению тканей различия невелики (рис. 2, *II* и *III*). Объем хлоренхимы здесь меньше, но тоже довольно большой (40—50%), такой же малый объем межклетников (10—15%), объем проводящих тканей (8—12%) и склеренхимы (вместе с местомной обкладкой 15—20%) больше. Специфичной для злаков является шарнирная (моторная) ткань, включающая пузыревидные клетки эпидермы и шарнирные клетки мезофилла (у этой группы злаков она целиком составлена из эпидермальных пузыревидных клеток). Объем шарнирной ткани разный (2—15%).

IV группа состоит из хлоридоидных и аристидоидных злаков, отличающихся от злаков предыдущей группы радиальным (корончатым) строением мезофилла и дифференцированностью его на две ткани — хлоренхиму и хлоренхимную обкладку пучков (рис. 1, *к*, *л*). Однослойная, прерываемая склеренхимой на абаксиальной стороне хлоренхима состоит из узких клеток палисадного типа. Хлоренхимная обкладка пучков составлена из изодиаметрических толстостенных слабовакуолизированных клеток, отличающихся от клеток хлоренхимы более интенсивной зеленой окраской. Внутренняя (склеренхимная или местомная) обкладка у хлоридоидных злаков есть (рис. 1, *к*), у аристидоидных может отсутствовать (рис. 1, *л*). Пучки одинаковой величины. Бесцветные тонкостенные пузыревидные клетки эпидермы и шарнирные клетки мезофилла объединены в шарнирную ткань, образующую межпучковые перемычки и расчленяющую хлоренхиму на продольные тяжи. Склеренхима располагается над пучками в виде продольных субэпидермальных полос, с обеих сторон (*Cleistogenes*, *Aeluropus*) или только с абаксиальной стороны (*Aristida*). У хлоридоидных злаков абаксиальная склеренхима связана с местомной обкладкой (рис. 1, *к*). У *Aristida* отделена от пучка клетками хлоренхимной обкладки (рис. 1, *л*). Трихомы только над пучками, преимущественно с адаксиальной стороны. Парацитные, слегка погруженные устьица расположены на обеих сторонах листа, число их — 80—100 на 1 мм^2.

Сравнительный анализ гистограмм (рис. 2, *III* и *IV*) показывает, что объем хлоренхимы у злаков этой группы по сравнению с предыдущей значительно ниже (вместе с хлоренхимной обкладкой не более 30—35%), объем межклетников, наоборот, выше (до 20%), объем проводящих и механических тканей примерно в тех же пределах, шарнирная ткань занимает заметно больший объем (15—20%). Помимо функции скручивания листа, шарнирная ткань может выполнять функцию водозапасания и в этом отношении аналогична водоносной паренхиме суккулентных листьев. Большой ее объем в листе дает основание ставить эту группу растений между типичными склерофиллами и суккулентами.

V группа включает суккулентные виды с мясистыми сидячими листьями, разнообразными по форме, плоскими, овальными или цилиндрическими в сечении, сравнительно мелкими у всех видов. Мезофилл изолатеральный (в плоских и овальных листьях — рис. 1, *м*—*о*) или центрический (в цилиндрических листьях — рис. 1, *п*), 2—3-слойный, непрерывный (рис. 1, *м*, *н*) или разделенный водоносной паренхимой на отдельные тяжи (рис. 1, *о*), в последнем случае сходен с радиальным (корончатым) мезофиллом. У всех растений мезофилл сложен из клеток палисадного типа, длина которых сокращается от наружного к внутренним слоям. Судя по изменению интенсивности зеленой окраски, в этом же направлении снижается содержание хлорофилла (исключение составляет *Reaumuria*, у которой внутренний слой мезофилла окрашен интенсивней, чем наружный). Плотность мезофилла невысокая, межклетники крупные. Эпидерма у большинства видов однослойная, крупноклетная, с большим числом идиобластов, содержащих кристаллы. У видов *Allium* эпидерма двуслойная, с идиобластами во внутреннем слое; у *Zygophyllum xanthoxylon* — трехслойная, идиобласты в обоих внутренних слоях (рис. 1, *о*). Опушения, как правило, нет, поверхность листа гладкая (за исключением *Nitraria sibirica*, у которого обе стороны листа одинаково густо опушены). Устьица аномоцитные; число их — от 20 (*Suaeda*) до 110 (*Lycium*) на 1 мм^2, величина связана обратной зависимостью с числом. Водоносная паренхима представляет собой гипертрофированное пучковое влагалище — это рыхлая ткань, составленная из крупных бесцветных сильновакуолизированных клеток и занимающая вместе с погруженными в нее проводящими пучками центральную часть листа. У некоторых растений (оба вида *Nitraria*, *Peganum*) среди водоносных клеток много идиобластов. Расположение проводящих пучков плоское или концентрическое (в зависимости от формы листа — рис. 1, *м*—*п*), жилкование сетчатое. Средняя и крупные жилки находятся внутри водоносной паренхимы, мелкие жилки — ближе к ее периферии и могут вступать в контакт с хлоренхимой (рис. 1, *о*, *п*). Размер ареолей непостоянный, плотность жилкования возрастает от основания к вершине листа. Свободные окончания проводящей системы, расположенные внутри ареолей, завершаются гроздьями гидроцитов. У некоторых растений они встречаются и в ассоциации с более крупными жилками (*Peganum*). Наиболее высокая численность гидроцитов свойственна видам сем. *Zygophyllaceae*. Принципиально иной тип жилкования у видов *Allium*: проводящие пучки параллельные, незначительно различающиеся по величине и контактирующие с мезофиллом. Склеренхима в суккулентных листьях отсутствует (кроме листа *Peganum*, где центральная жилка заключена между двумя склеренхимными полуобкладками).

Количественное соотношение тканей в листьях этой группы растений показано на рис. 2, *V*. Данные свидетельствуют о варьировании парциальных объемов мезофилла и водоносной паренхимы в больших пределах — от 25 до 50%. Очевидно, что объемы этих тканей связаны между собой обратной зависимостью, суммарный их объем постоянный — 65—70% (близкий к доле объема одного мезофилла в склероморфных листьях). Объем межклетников в суккулентных листьях — 20—25%, выше, чем в склероморфных листьях, но ниже, чем в мезоморфных.

VI группа объединяет виды сем. *Chenopodiaceae* с атриплекоидными, кохиоидными и сальзолоидными листьями. Все они отличаются от суккулентов предыдущей группы наличием в листьях хлоренхимной обкладки вокруг проводящих пучков. Мезофилл атриплекоидных и кохиоидных листьев формально должен быть определен как радиальный, а сальзолоидных — как центрический, но сходство анатомии листьев всех трех подтипов очевидно — оно основано на одинаковом взаимном расположении проводящих пучков, их хлоренхимных обкладок и хлоренхимы (рис. 1, *р*—*т*). Двуслойная хлоренхимная корона может формироваться вокруг каждого пучка (атриплекоидный подтип, рис. 1, *т*) или вокруг всего проводящего цилиндра (сальзолоидный подтип, рис. 1, *с*). Кохиоидный подтип (рис. 1, *р*) в этом отношении промежуточный. Различия клеток обкладки и хлоренхимы у всех растений одинаковые: первые имеют изодиаметрическую форму, вторые — вытянутую; содержание хлорофилла в клетках обкладки выше, а вакуолизация ниже, чем в клетках хлоренхимы. Эпидерма у всех однослойная. У некоторых видов есть гиподерма (однослойная у *Iljinia* и *Salsola arbuscula*, двуслойная у *Anabasis*). Опушение у *Atriplex* состоит из мертвых пузыревидных клеток, плотно покрывающих эпидерму (рис. 1, *т*), у *Bassia* и многих солянок — из мертвых одноклеточных волосков (густота опушения — 30—40 волосков на 1 мм^2, длина — до 1 мм). У некоторых видов солянок в эпидерме встречаются клетки с окремневшими бугорками оболочки (*Anabasis*, *Micropeplis*). *Iljinia* и *Salsola collina* имеют абсолютно гладкие листья. Устьица аномоцитные (*Atriplex*, *Bassia*) или парацитные, ориентированные поперек оси листа (все солянки), концентрация их — от 30 (*Bassia*, *Iljinia*, *Salsola collina*) до 100 (*Anabasis*) на 1 мм^2. Водоносная паренхима имеет разный объем и распределение: у *Atriplex* она диффузная, состоящая из разрозненных клеток субэпидермального и межпучкового положения; у *Bassia* — 2—3-слойная в центре листа; у солянок — цилиндрическая (рис. 1, *р*—*т*). В последних двух случаях проводящая система находится внутри водоносной паренхимы, но окончания ее (мелкие жилки) выходят на периферию и лежат в контакте с клетками хлоренхимной обкладки. Жилкование сетчатое; у атриплекоидных листьев — открытого типа, у кохиоидных и сальзолоидных — закрытого; ареоли мелкие (до 40 на 1 мм^2). Идиобласты встречаются в водоносной паренхиме, эпидерме и гиподерме. Склеренхимы нет, колленхима найдена только у *Atriplex*. Ни у одного из суккулентов этой группы не обнаружены гидроциты.

Количественное соотношение тканей очень специфическое (рис. 2, *VI*). Суммарный объем хлоренхимы и водоносной паренхимы — 65—70% (как у листьев предыдущего типа), но водоносная паренхима занимает значительно больший объем (40—45%, кроме *Atriplex*), доля хлоренхимы минимальная среди всех изученных растений — 20—30%. Из этого количества на долю хлоренхимы приходится 15—20 и на долю хлоренхимной обкладки — 5—10%. Объем межклетников такой же, как у предыдущей группы суккулентов (20—25%). Близкое процентное соотношение тканей наблюдается в зеленых стеблях *Ha*-

loxylon ammodendron. Сходство анатомической структуры его стеблей с листьями солянок позволяет отнести это растение к сальзолоидной группе, несмотря на его афилльность (см. таблицу).

Обсуждение

Анализ гистограмм подтверждает принятую типологию: каждая из выделенных групп растений оказалась достаточно однородной и специфичной по тканевому составу листа (рис. 2). Некоторые растения занимают промежуточное положение, и отнесение их к той, а не другой группе может оспариваться, но ошибка в этом случае не принципиальная. Отдельные виды или роды отличаются яркой индивидуальностью признаков, и их можно было бы выделить в самостоятельные структурные типы (например, виды *Allium*, *Reaumuria*, *Populus*), однако это привело бы к большой дробности типологии.

Характер распределения растений разных групп в экосистемах пустыни Гоби (см. таблицу) подтвердил наличие зависимости между структурой листа, почвенно-климатическими условиями, происхождением и направлением распространения видов. Растения с мезоморфными листьями дорсивентральной структуры (I группа) распространены только в оазисах, вблизи естественных или искусственных источников воды; среди них выделяются представители древней мезофилльной тургайской флоры (*Cynanchum*, *Sophora*, *Sphaerophysa*, *Glycyrrhiza*) и растения-космополиты, сорничающие на поливных землях оазисов (*Convolvulus*, *Chenopodium*).

Виды со склероморфными листьями изопалисадной структуры (II группа) встречаются во всех подзонах пустыни, но нигде не доминируют. Все они (за исключением нескольких эндемичных видов) распространились на территорию Гоби с севера из зоны степей и приобрели склероморфный облик в ходе адаптации к аридным условиям. Большинство не зашло на юг дальше остепненной пустыни, но некоторые проникли и сумели освоиться даже в крайнеаридных районах. Особняком в этой группе стоит *Populus diversifolia*, тугайное растение, встречающееся в Гоби только в оазисах. Несмотря на сходство по типу мезофилла и количественному соотношению тканей, этот вид существенно отличается по морфологии листа и некоторым его анатомическим признакам от остальных представителей данной группы.

Фестукоидные и арундиноидные злаки со склероморфными листьями некорончатой структуры (III группа) в аридные районы, как правило, не заходят. За исключением *Stipa glareosa*, выступающего доминантом в остепненной пустыне и изредка встречающегося в экосистемах настоящей пустыни, все они — представители оазисной растительности. Эта группа неоднородна и по происхождению видов и по степени их приспособленности к аридным условиям: в нее входят растения с довольно отчетливым аридным габитусом (*Stipa*, *Achnatherum*) и космополиты с широким диапазоном приспосабливаемости (*Phragmites*).

Хлоридоидные и аристидоидные злаки со склероморфными листьями корончатой структуры (IV группа) хотя и не доминируют ни в одном из сообществ Гоби, но встречаются во всех типах пустынь и оазисах. По-видимому, они отличаются большей среди злаков приспособленностью к аридным условиям. Свойственный им C_4 метаболизм более экономичен в отношении расходования воды и более продуктивен при высоких температурах. Большинство хлоридоидных злаков имеет тропическое происхождение, но многие из них распространены и за пределами тропиков, особенно в степных и пустынных областях. Аристидоидные злаки имеют еще более отчетливый аридный габитус и встречаются исключительно в пустынных и полупустынных областях.

Растения с суккулентными листьями некорончатой структуры (V группа) широко распространены во всех экосистемах Гоби; это самая обширная по видовому составу группа, многие ее представители являются доминантами и содоминантами в сообществах остепненных и настоящих пустынь, некоторые доминируют и в оазисах. Одни из видов этой группы эндемики, другие — обитатели многих аридных областей Земли. В этой группе по структуре листа, происхождению и распространению выделяются виды рода *Allium*. Представители этого рода — космополиты с широкой экологической амплитудой, но большинство из них обитает в умеренной зоне. Два вида, распространенные в Заалтайской Гоби, встречаются только в северной остепненной части пустыни, причем часто доминируют в ее сообществах. Среди суккулентов этой группы они, по видимому, наименее приспособленные к аридным условиям.

Растения с суккулентными листьями корончатой структуры (VI группа) встречаются тоже во всех подзонах Гоби, но процент их участия в сообществах повышается вместе с усилением аридности, и именно они являются единственной группой растений, доминирующих в крайнеаридных районах (исключение составляет *Atriplex*, наименее ксероморфный в группе и встречающийся только на поливных землях оазиса Эхийн-Гол). Так же, как злаки, суккуленты с корончатой структурой листа предполагаются способными к C_4 (или САМ) метаболизму, дающему ряд преимуществ в условиях высоких температур и недостатка влаги. В эволюционном отношении все они оцениваются как сравнительно молодые, активно распространяющиеся виды.

Основные типы анатомии листа, встречающиеся у растений Гоби, легко выстраиваются в структурные ряды, на основе которых можно было бы обсуждать общие тенденции эволюции листа в аридной среде, но едва ли это полезно. Пути разных групп растений к аридному габитусу не могли быть одинаковыми, поэтому такие филогенетические ряды имеет смысл составлять только для близкородственных растений или групп с учетом их происхождения и путей распространения в аридные районы. В качестве удачных примеров можно привести схемы эволюционных взаимосвязей типов листа, предложенные для семейств *Poaceae* (Brown, 1958; Carolin e. a., 1973) и *Chenopodiaceae* (Carolin e. a., 1975). Интересный материал для составления подобных схем дает сем. *Zygophyllaceae*. Еще более достоверными кажутся филогенетические построения для представителей одного рода (*Atriplex*: Osmond, 1974) или близких родов (*Sterculiaceae*: Bissing, 1982).

Сравнительная оценка эффективности разных направлений структурной адаптации к аридным условиям по многим причинам затруднительна. Данные по распространению изученных растений в Гоби (см. таблицу) все-таки в целом склоняют к тому, что суккуленты (V и VI группы) имеют более аридный габитус, чем склерофиллы (II—IV группы). Они преобладают в аридных и крайнеаридных подзонах и по численности видов, и по доле их участия в растительных сообществах. Среди систематически близких склерофиллов с корончатой и некорончатой анатомией листа (виды сем. *Poaceae* — III и IV группы) более приспособлены к аридным условиям виды с корончатой анатомией. То же самое следует заключить и в отношении суккулентов (виды сем. *Chenopodiaceae* — V и VI группы).

Определение признаков ксероморфизма листьев было самоцелью многих фундаментальных анатомических исследований (Максимов, 1931; Shields, 1950; Василевская, 1954; Seddon, 1974; Bissing, 1982 и др.). Некоторые из этих литературных данных интересно обсудить в связи с нашими наблюдениями по ксерофитам Гоби.

Представители всех групп склерофиллов и суккулентов Гоби отличаются малым размером листьев и нерасчлененностью их формы. Редукция поверхности листа, начиная с работ E. Warming (1909), считается одним из ведущих морфологических признаков ксерофитов. О том, что именно водный дефицит, а не инсоляция или температура, в большей мере влияет на величину и форму листа, свидетельствуют онтогенетические сокращения размеров листа в наиболее сухие периоды (Bissing, 1982).

Среди анатомических характеристик листа гобийских растений самой существенной является изолатеральность мезофилла (радиальный и центрический типы следует рассматривать как варианты изолатерального типа). Большой процент палисадной ткани и симметричное ее расположение в листе могут быть следствием высокой инсоляции и определенной в связи с этим ориентации листьев у пустынных растений (Pyykkö, 1966), но, вероятно, в неменьшей мере связаны и с недостатком воды (Shields, 1950). Палисадная паренхима отличается высокой плотностью клеток; преобладание ее в листьях пустынных растений объясннет очень низкий процент межклетников в них. Последнее является одним из самых характерных признаков ксерофитов склерофилльного типа, хотя и не первичным, поскольку плотность ткани, как и мелкоклетность, связаны непосредственно с сокращением размеров листа. С этим признаком коррелирует и плотность сети жилкования. По мнению M. Pyykkö (1966) и D. Bissing (1982), высокая плотность жилкования, особенно по краю листа (наиболее уязвимому для усыхания), является непосредственной реакцией на аридные условия. В качестве доказательства приводятся данные о значительно большей протяженности свободных окончаний пучков внутри ареолей (жилок последнего порядка) у ксероморфных листьев при равной с мезоморфными листьями площади ареолей. Возможно иное толкование: плотность жилкования детерминируется соотношением ростовых процессов разной направленности, она неизбежно выше в листьях с преобладанием плотного мелкоклетного мезофилла.

Усиление жесткости листа за счет высокого процента склеренхимных элементов, утолщения оболочки эпидермальных клеток и кутикулы считается тоже одним из характерных признаков склерофиллов, связанным с аридным образом жизни (Максимов, 1931; Fahn, 1964; Pyykkö, 1966). Согласно нашим данным, группа склерофиллов в целом отличается более высоким содержанием механических элементов, но для заключения о постоянстве этого признака для склерофиллов оснований все-таки недостаточно: количество механической ткани в листьях этой группы растений варьирует очень сильно. Некоторые из них (*Astragalus*, *Arnebia*, *Artemisia*) вообще не имеют механических элементов, жесткость листа у них возникает как следствие исключительно высокой плотности хлоренхимы. Мезоморфные листья могут иметь не меньше склеренхимы в связи с их большими, как правило, размерами. По данным Bissing (1982), для близкородственных экологических пар количество механической ткани у растений, обитающих в аридных условиях, может быть даже ниже.

Pyykkö (1966) считает, что толщина наружной эпидермальной стенки, и особенно толщина кутикулы, положительно коррелируют с аридностью; по данным J. Tribe с соавторами (1968), — с интенсивностью света. Дискутируя с этими авторами, Bissing (1982) приводит примеры, когда кутикула утоньшается, несмотря на увеличение и аридности, и инсоляции. И по нашим наблюдениям, этот признак в разной мере присущ обитателям аридной зоны, т. е. является видоспецифичным.

Образование водозапасающих структур в листе свойственно всем пустынным растениям и может проявляться в разной форме: диффузно распределенные в мезофилле слизевые клетки (*Sophora*), водоносная гиподерма (*Atriplex*, *Bassia*), шарнирная ткань (злаки), водоносная паренхимная обкладка пучков (склерофиллы типа *Astragalus*, *Artemisia*). Особенно большой объем водоносной паренхимы свойствен суккулентам, у которых она образуется в результате разрастания водоносной паренхимной обкладки. Все перечисленные типы водозапасающих клеток могут функционировать как временный резервуар, абсорбирующий воду в ночное время и отдающий ее мезофиллу в течение дня. Наличие в листе трахеальных элементов гидроцитного типа характерно для галофитов. Среди гобийских растений они найдены у некоторых склерофиллов и многих суккулентов. Предполагается, что гидроциты повышают способность растений обитать на засоленных почвах (Александров, 1966; Lersten, Carvey, 1974). Любопытно, что их не оказалось ни у одного из изученных видов солянок.

Показатели численности и размера устьиц обычно связаны обратной зависимостью. По мнению L. Shields (1950), ксероморфным листьям более свойственны мелкие многочисленные устьица. Ceulemans и соавторы (1978), Bissing (1982) находят, что, наоборот, низкая частота устьиц в сочетании с крупными их размерами способствуют более эффективному контролю за потерей воды. Согласно нашим данным, оба показателя во всех группах растений варьируют очень сильно и не могут быть использованы для их характеристики. H. Meidner и T. Mansfield (1968) считают, что численность и величина устьиц не специфичны и для более крупных экотипов; по данным этих авторов, у мезофитов оба показателя могут быть и значительно выше, и значительно ниже, чем у ксерофитов.

Наличие или отсутствие трихомов несомненно влияет на температурный и водный режимы листа, так как опушение изменяет его физические характеристики, особенно если оно состоит из мертвых пустотелых волосков (Shields, 1950; Ehleringer, Bjorkman, 1978). При наличии густого опушения на поверхности листа образуется зона повышенной влажности, снижающая потери воды. Кроме того, отражая определенную часть спектра солнечных лучей, опушение снижает нагревание, почти не влияя на интенсивность фотосинтеза (Ehleringer, Bjorkman, 1978). Достоверно установлено сезонное варьирование этого признака: наиболее густое опушение соответствует периодам наибольшей жары и сухости (Ehleringer, Bjorkman, 1978). И тем не менее среди гобийских растений нет группы, для которой густое опушение листа было бы постоянным признаком; нет и такой, в пределах которой оно не встречалось бы вовсе. В большей мере оно свойственно группам склерофилльных растений.

В целом можно заключить, что ни одна из описанных групп гобийских растений не имеет полного набора тех признаков ксероморфизма листа, которые известны по литературным данным. Структурные особенности групп связаны с различиями филогенетического пути слагающих их растений к аридному габитусу. Для каждой из групп только вся совокупность морфологических и анатомических признаков может рассматриваться как адаптационная реакция на длительное обитание в аридной среде. Отдельные признаки не следует интерпретировать как адаптационные приспособления, учитывая существование сложной системы взаимосвязей между ними (в качестве примера можно привести явную зависимость многих признаков, описываемых как ксероморфные, от величины листа). Если все-таки пытаться выделить наиболее устойчивые анатомические признаки для отдельных групп, то для склерофиллов всех типов таким признаком следует считать высокую плотность тканей листа; для суккулентов — большой объем водоносной ткани. Общей особенностью склерофиллов и суккулентов с корончатой анатомией листа являются малый объем хлоренхимы и дифференцированность ее на две специализированные ткани.

Более глубокое обсуждение различий между выделенными группами склерофиллов и суккулентов (особенно групп с корончатой и некорончатой анатомией) требует привлечения ультраструктурных данных.

Автор выражает свою искреннюю признательность А. Т. Мокроносову, Н. Н. Слемневу, М. В. Пахомовой за помощь при сборе материалов, их обработке и обсуждении результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 432 с. — *Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 126 с. — *Итоги* изучения пустынных экосистем Заалтайской Гоби. — Проблемы освоения пустынь, 1980, № 2, с. 1—96. — *Максимов Н. А.* Физиологическое значение ксероморфной структуры. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 25, № 3, с. 15—46. — *Bissing D. R.* Evolution of leaf architecture in the chaparal species *Fremontodendron californicum* ssp. *californicum* (*Sterculiaceae*). — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 6, p. 957—972. — *Brown W. V.* Leaf anatomy in grass systematics. — Bot. Gaz., 1958, vol. 119, N 3, p. 170—178. — *Carolin R. C., Jacobs S. W., Vesk M.* The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the *Gramineae*. — Bot. J. Linn. Soc., 1973, vol. 66, N 4, p. 259—275. — *Carolin R. C., Jacobs S. W., Vesk M.* Leaf structure in *Chenopodiaceae*. — Bot. Jahrb. Sist. Pflanzengesch. Pflanzengeogr., 1975, Bd 95, N 2, S. 226—255. — *Ceulemans R., Jmpens J., Lemeur R., Moermans R., Samsuddin Z.* Water movement in the soil-poplar-atmosphere system. I. Comparative study of stomatal morphology and anatomy, and the influence of stomatal density and dimensions on the leaf diffusion characteristics in different poplar clones. — Oecol. Plant., 1978, vol. 13, N 1, p. 1—12. — *Ehleringer J. R., Bjorkman O.* Pubescence and leaf spectral characteristics in a desert shrub *Encelia farinosa*. — Oecologia, 1978, vol. 36, N 2, p. 151—162. — *Evenari M.* The physiological anatomy of the transpiratory organs and the conducting system of certain plants typical of the wilderness of Judaea. — Bot. J. Linn. Soc., 1938, vol. 51, N 6, p. 389—407. — *Fahn A.* Some anatomical adaptations of desert plants. — Phytomorphology, 1964, vol. 14, N 1, p. 93—103. — *Goble-Garratt E. M., Bell D. T., Loneragan W. A.* Floristic and leaf structure patterns along a shallow elevational gradient. — Austral. J. Bot., 1981, vol. 29, N 3, p. 329—347. — *Lersten N. R., Carvey K. A.* Leaf anatomy of ocotillo (*Fonquieria splendens*; *Fonquieriaceae*) especially vein ending and associated veinlet elements. — Canad. J. Bot., 1974, vol. 52, N 9, p. 2017—2021. — *Meidner H., Mansfield T. A.* Physiology of stomata. London: McGraw-Hill, 1968. 282 p. — *Osmond C. B.* Leaf anatomy of Australian saltbushes in relation to photosynthetic pathways. — Austral. J. Bot., 1974, vol. 22, N 1, p. 39—44. — *Parkhurst D. F.* Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. — Amer. J. Bot., 1982, vol. 69, N 1, p. 31—39. — *Pyykkö M.* The leaf anatomy of East Patagonian plants. — Ann. Bot. Fenn., 1966, vol. 3, N 4, p. 453—622. — *Seddon G.* Xerophytes, xeromorphs and sclerophylls: the history of some concept in ecology. — Biol. J. Linn. Soc., 1974, vol. 6, N 1, p. 65—87. — *Shields L. M.* Leaf xeromorphy as related

to physiological and structural influences. — Bot. Rev., 1950, vol. 16, N 8, p. 399—447. — *Tribe J. S.*, *Gaunt J. K.*, *Parry D. W.* Cuticular lipids in *Gramineae*. — Biochem. J., 1968, vol. 109, N 8, p. 1123—1130. — *Warming E.* Ecology of plants, an introduction to the study of plant communities. Oxford: Clarendon Press, 1909. 380 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 V 1983.

SUMMARY

The leaf morphology and anatomy of the Transaltai Gobi desert plants were studied. The materials was collected in six key plots located in the extreme arid, typical and stepped deserts. Histological characteristics of leaves in 47 species are given for including tissue composition, types of mesophyll and vascular bundles number of layers and composition of mesophyll, volume of intercellular spaces, types and density of stomata and trichomes, occurrence of idioblasts, sclereids, fibers, hydrocytes, and other characters. Six main types of leaf anatomy are described: one mesomorphic, three scleromorphic, and two succulent types. The relations of these types with soil and climatic conditions of Gobi natural sub-zones are shown. The main trends in structural adaptation of plants to arid conditions are discussed.

УДК 581.84 : 581.48 : 582.992

А. А. Беляев

АНАТОМИЯ СЕМЯН НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE*

A. A. BELYAYEV. SEED ANATOMY IN SOME REPRESENTATIVES OF THE FAMILY *CAMPANULACEAE*

Изучено анатомическое строение семян 46 видов из 21 рода сем. *Campanulaceae*. Выявлено, что наибольшие различия наблюдаются в структуре семенной кожуры. У представителей данного семейства она имеет двухслойное строение. Исходя из различий во внутреннем и эпидермальном слоях семенной кожуры выделено 11 типов ее строения, которые могут быть использованы в качестве дополнительных признаков при характеристике родов и видов семейства. В целом анатомическое строение семян представителей сем. *Campanulaceae* показывает их значительную продвинутость и специализацию. Распределение изученных видов по типу строения семенной кожуры соответствует в основных чертах классификации, разработанной для колокольчиковых Ан. А. Федоровым во «Флоре СССР» (1957).

Сем. *Campanulaceae* — одно из наиболее продвинутых семейств двудольных. Тем не менее до сих пор нет единого мнения о его систематике. A. De Candolle (1830), положивший начало исследованию семейства, рассматривал его только в объеме современного подсем. *Campanuloideae* (Тахтаджян, 1981). Оно разбивалось, по De Candolle, в свою очередь на две трибы — *Wahlenbergieae* и *Campanuleae*. После De Candolle краткий обзор семейства был сделан S. Schönland (1889).

Более поздние работы, касающиеся систематики *Campanulaceae*, связаны преимущественно с обработками семейства для отдельных «флор». В них прослеживаются две тенденции: Федоров во «Флоре СССР» (1957) и J. Damboldt во «Флоре Турции» (1978) придерживаются точки зрения De Candolle, рассматривая *Campanulaceae*, *Lobeliaceae*, *Sphenocleaceae*, *Cyphyaceae* как отдельные семейства. Ряд других авторов (Ward, 1978; Тахтаджян, 1981) объединяют их в ранге подсемейств в одно семейство.

В отношении более мелких систематических единиц сем. *Campanulaceae* исследователи также не придерживаются единого мнения. Классификации рода *Campanula* для отечественных видов разработали А. Л. Харадзе (1949, 1970) и Федоров (1957). В последнее время А. А. Колаковский (1976, 1981) и А. А. Колаковский и Л. Б. Сердюкова (1980) выдвинули ряд дополнений к систематике рода, в частности на основе признаков строения цветка и коробочки выделено несколько монотипных родов, включающих виды, прежде относимые к роду *Campanula*.

В большинстве работ по систематике сем. *Campanulaceae* анатомия семян не использовалась, хотя многие исследования для других семейств показали, насколько важны эти признаки (Berggren, 1962; Меликян, 1968, 1973; Vaughan, 1971). Исключением служат только работы M. Thulin (1975, 1976), посвященные африканским видам сем. *Campanulaceae*, у которых автор учитывает анатомические признаки семян в общей характеристике родов, рассматривая внутреннее строение семян и ультраструктуру их поверхности как один из таксономических признаков. Специальных подробных исследований, посвященных семенам в связи с систематикой колокольчиковых, нет. Большие сводки F. Netolitzky (1926), E. Corner (1976), В. А. Поддубной-Арнольди (1982) позволяют создать лишь общее впечатление о строении семян семейства в целом. Наиболее

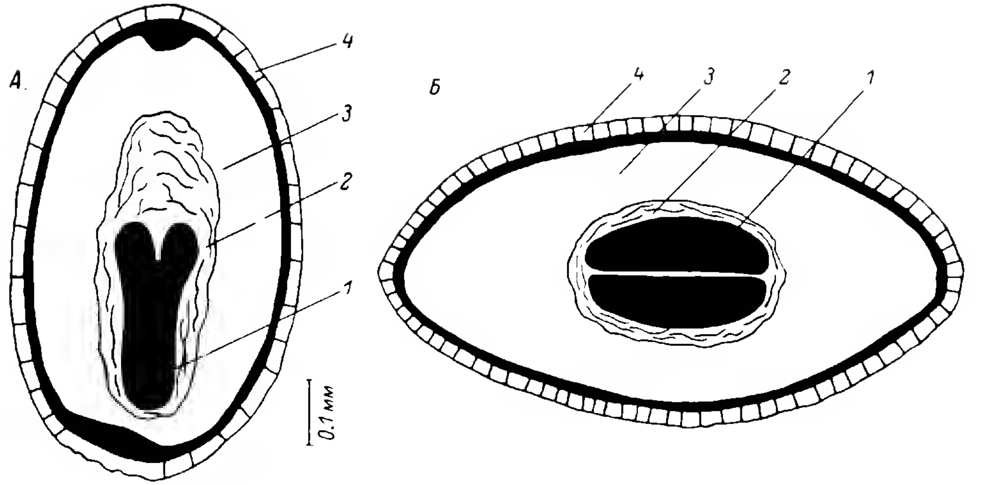


Рис. 1. Схема продольного среза семени *Campanula rotundifolia* (*А*) и поперечного среза семени *C. punctata* (*Б*).

1 — зародыш; 2 — зародышевая полость; 3 — крупные, неправильной многоугольной формы клетки эндосперма; 4 — семенная кожура.

полно был описан процесс эмбриогенеза отдельных видов (Hewitt, 1939; Cooper, 1942; Kausik, Subramanyam, 1947; Subramanyam, 1948, 1951; Crété, 1956; Want, 1963, Kaplan, 1969; Beltran, 1970). Иногда данные эмбриологии использовали для определения систематического положения родов и подсемейств (Subramanyam, 1950; Kapil, Vijayaraghavn, 1962).

Целью данной работы было подробное изучение анатомического строения семян и оценка возможностей использования данных анатомии для систематики семейства. *Campanuloideae* и *Lobelioideae* рассматриваются в ранге подсемейств. Для *Campanuloideae* принята классификация Федорова, приведенная во «Флоре СССР».

Материал и методика

Семена для исследования были получены в отделе Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград (БИН). Частично они были собраны с растений, выращенных в оранжереях института, частично получены из советских и зарубежных ботанических садов. Всего было изучено 46 видов, относящихся к 21 роду и двум подсемействам.

Срезы семян (сухих и предварительно размоченных в воде) толщиной 10—30 мкм делали на замораживающем микротоме с последующим заключением препаратов в глицерин-желатину, причем лучший результат был достигнут при резке сухих семян. Препараты изучали под световым микроскопом МББ-1А, со срезов делали микрофотографии на микроскопе NU с фотонасадкой и рисунки — с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Некоторые данные, характеризующие изученные семена, сведены в таблицу. Под «зародышевой полостью» понимается пространство, занимаемое зародышем вместе с окружающими его лизированными клетками эндосперма, вплоть до первого целого слоя (рис. 1); если семена сплюснутые, то толщина эндосперма указывалась в двух направлениях — наибольшем и наименьшем; толщина семенной кожуры давалась без учета крыловидного выроста.

Во внутреннем строении семян можно отметить следующие основные черты: зародыш с хорошо сформированными семядолями, линейный, немного смещен к халазальному концу семени, длина его — в зависимости от вида — может быть равна от $^1/_3$ до $^2/_3$ общей длины семени. У представителей подсем. *Campanuloideae* в зрелом семени зародыш располагается в довольно большой полости (рис. 1), образовавшейся в результате лизиса прилегающих клеточных слоев эндосперма. У представителей подсем. *Lobelioideae* частично растворен лишь

Некоторые анатомические характеристики семян 46 видов сем. *Campanulaceae*

Вид	Откуда получены семена	Отношение длины зародышевой полости к длине семени	Число слоев клеток эндосперма	Утолщение внешней периклинальной стенки последнего ряда клеток эндосперма	Толщина тесты, мкм
Adenophora lilifolia	Ленинград, БИН	2 : 3	8	Слабое	10
Asyneuma salignum	» »	3 : 4	9	Нет	15
Azorina vidalii	» »	2 : 3	4—5	Слабое	15
Campanula albovii	» »	1 : 2	6—7	Среднее	25
C. alliariifolia	» »	3 : 4	7—14	Сильное	30
C. alpina	» »	3 : 4	4—10	»	20
C. carpatica	» »	2 : 3	4—5	Слабое	40
C. erinus	» »	2 : 3	3—4	Среднее	10
C. glomerata	» »	1 : 2	4—5	Сильное	15
C. hohenackeri	» »	1 : 2	4—11	Слабое	10—20
C. hypopolia	» »	2 : 3	6—9	Сильное	15
C. latifolia	» »	2 : 3	8—14	»	35
C. medium	» »	3 : 4	6—8	»	30
C. oblongifolia	» »	2 : 3	6 : 10	Среднее	30
C. persicifolia	» »	3 : 4	4	Слабое	20
C. punctata	» »	1 : 2	4 : 7	Сильное	25
C. rapunculoides	Ереван, Бот. сад	2 : 3	4 : 7	Среднее	25
C. rotundifolia	ФРГ, Гамбург, Бот. сад	2 : 3	5—7	»	20
C. sibirica	Ленинград, БИН	1 : 2	3—7	Сильное	5—20
Canarina canariensis	» »	1 : 3	12—13	Слабое	60
Codonopsis clematidea	» »	3 : 4	8	»	30
C. rotundifolia	» »	2 : 3	9	»	30
C. tubulosa	Англия, Эдинбург, Бот. сад	1 : 2	8	»	40
Cyananthus lobatus	ФРГ, Марбург, Бот. сад	3 : 4	10	Среднее	21
Edraianthus graminifolius	Ленинград, БИН	3 : 4	12	»	40—140
E. dalmaticus	» »	2 : 3	6—17	Слабое	ср. 30
Gitopsis calycina	» »	2 : 3	5	»	15
Isotoma axillaris	Австралия, Канберра, Бот. сад	1 : 2	5	Нет	30
I. petraea	Англия, Манчестер, Бот. сад	1 : 2	5—6	»	40
Jasione laevis	ФРГ, Штуттгарт, Бот. сад	1 : 2	5	Слабое	16
Legousia perfoliata	ФРГ, Марбург, Бот. сад	1 : 2	5	Среднее	12
Lobelia cardinalis	ФРГ. Геттинген, Бот. сад	1 : 3	4	Слабое	15—35
L. georgiana	Ленинград, БИН	1 : 2	5	»	30
Michauxia laevigata	Ереван, Бот. сад	2 : 3	4—5	Среднее	15
Musschia wollastonii	» БИН	1 : 2	3—5	»	20
Ostrowskia magnifica	Ташкент. Бот. сад	3 : 4	5—8	Слабое	24
Phyteuma orbiculare	Ленинград, БИН	2 : 3	5	»	23
Ph. scheuchzeri	» »	1 : 2	4—7	»	18
Ph. serratum	» »	2 : 3	8	Нет	20
Platycodon grandiflorus	» »	1 : 2	9—10	»	24
Symphyandra hoffmannii	» »	1 : 2	4—8	Сильное	27
S. zangezura	» »	2 : 3	3—5	Среднее	15
Trachelium caeruleum	» »	1 : 2	3—5	»	15
Wahlenbergia gracilis	» »	2 : 3	4	»	20
W. matchewsii	» »	2 : 3	5—6	»	20
W. saxicola	» »	2 : 3	5	»	22

первый, прилегающий к зародышу слой клеток эндосперма, и зародышевая полость в целом незначительна (рис. 2), из подсем. *Campanuloideae* подобное строение имеет только *Canarina canariensis*.

Зародышевая полость со всех сторон окружена крупными, неправильной многоугольной формы клетками эндосперма с тонкими целлюлозными оболочками. Гистохимические реакции у 6 видов из различных родов выявили у каждого из них два запасных питательных вещества — масло и белок. Эндосперм мощный, у отдельных видов подсем. *Campanuloideae* (*Edraianthus dalmaticus*) его толщина может достигать 17 клеточных слоев. У рассмотренных видов

2*

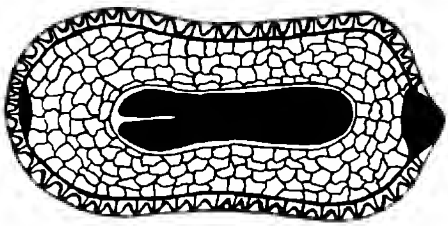


Рис. 2. Схема продольного среза семени *Isotoma petraea*.

подсем. *Lobelioideae* наибольшее число слоев равняется 6 (*Isotoma petraea*) (см. таблицу). Наружные периклинальные стенки у клеток последнего ряда, прилегающего к семенной кожуре, часто утолщены, размер утолщения колеблется у разных видов и родов. Клетки этого ряда часто мельче остальных клеток эндосперма, по форме могут быть треугольными, вытянутыми в радиальном и тангенциальном направлениях, квадратными.

Семенная кожура развивается из единственного интегумента, от эндосперма отделена хорошо заметной внутренней кутикулой. В зрелом семени представлена двумя слоями (рис. 1). Внутренний слой — коричневого цвета, состоит из сильно облитерированных клеток эндотелия и интегументальной паренхимы. Иногда здесь заметны сильно сжатые полости клеток. В некоторых случаях, как, например, у *Canarina canariensis*, эндотелиальный слой хорошо различим. Сходное строение этого слоя отмечено для *Isotoma fluviatilis* (Subramanyam, 1951). Толщина слоя колеблется от 3 (*Campanula erinus*, *Phyteuma orbiculare*) до 30 мкм (*Canarina canariensis*) и равна приблизительно $^{1}/_{3}$ общей толщины семенной кожуры. По толщине эндотелиальный слой сравнительно однороден, за исключением места примыкания крыловидного выроста оболочки, где он может увеличиваться в 2—3 раза.

Наружная эпидерма представлена рядом клеток с мощными, сильно лигнифицированными оболочками. Антиклинальные и внутренние периклинальные стенки эпидермальных клеток имеют характерные утолщения. Снаружи эпидерма покрыта хорошо различимой кутикулой (рис. 3). Двухслойное строение семенной кожуры характерно для всех исследованных видов из разных подсемейств.

При сходстве общего плана строения семена изученных представителей сем. *Campanulaceae* отличаются друг от друга рядом признаков, таких как размеры и форма клеток эпидермы, характер утолщения их стенок, степень деструкции и форма внутреннего слоя семенной кожуры. По этим признакам семена изученных видов могут быть разбиты на несколько типов.

1. Тип Jasione (рис. 4, *а*). Сюда включены семена исследованных видов родов *Jasione*, *Phyteuma*, *Asyneuma*, *Michauxia*, *Trachelium*. Они отличаются сравнительно тонкой семенной кожурой — **11—20** мкм, внутренний слой которой сильно облитерирован и представляет собой узкую коричневого цвета полосу постоянной толщины. Эпидерма состоит из клеток, форма которых на поперечном срезе приближается к квадратной. Периклинальные стенки эпидермальных клеток, как и антиклинальные стенки, более или менее равномерно утолщены; при этом утолщения закрывают почти всю полость клетки, которая видна на препарате в виде тонкой коричневой полоски. Толщина эпидермального слоя постоянна. К этому же типу могут быть отнесены и семена представителей рода *Legousia*, которые, однако, немного отли-

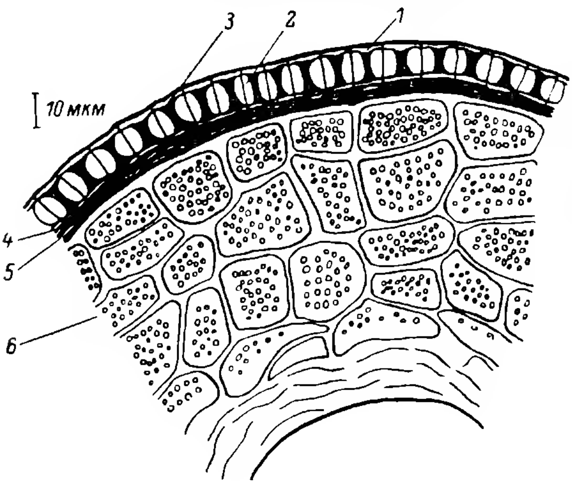


Рис. 3. Фрагмент поперечного среза семени *Campanula rotundifolia*.

1 — внешняя периклинальная стенка и кутикула; *2* — утолщенная антиклинальная стенка; *3* — полость клетки эпидермы; *4* — внутренняя периклинальная стенка; *5* — внутренний слой семенной кожуры; *6* — клетки эндосперма.

чаются по форме утолщения антиклинальных стенок клеток эпидермы (линзовидные утолщения).

2. Тип Codonopsis (рис. 4, *б*). Сюда входят семена представителей родов *Codonopsis* и *Platycodon*, все изученные виды которых имеют однообразное и характерное строение семенной кожуры, которая сравнительно мощная — 25 - 40 мкм, постоянной толщины. Внутренний ее слой узкий, коричневого цвета, состоит из сильно облитерированных клеток. Клетки эпидермы имеют столбчатую форму; реже (у *Codonopsis rotundifolia* и *Platycodon grandiflorus*) встречаются клетки квадратной в поперечном сечении формы, с мощными периклинальными стенками, из которых внутренняя утолщена сильнее, а внешняя часто западает в полость, образуя неровность поверхности. Антиклинальные стенки равномерно утолщены. Полости узкие, вытянуты в радиальном направлении, меньше или равны двойному утолщению антиклинальных стенок, заполнены коричневым содержимым. Толщина эпидермального слоя постоянна и составляет примерно $^2/_3$ толщины семенной кожуры.

3. Тип Campanula характерен также для семян близкородственных родов *Azorina* и *Symphyandra*. Во внутреннем слое семенной кожуры иногда просматриваются очертания сильно сжатых клеток эндотелия. Эпидермальный слой представлен клетками, имеющими форму от квадратной до прямоугольной. Периклинальные стенки этих клеток мощные, внутренняя более толстая. Антиклинальные стенки имеют характерные утолщения — от линзовидных до равномерных, закрывающие полностью или суживающие в той или иной степени полость клетки. При общем принципиальном сходстве в строении семенной кожуры в пределах данных родов наблюдается и некоторое варьирование, наибольшее у представителей рода *Campanula*, в пределах которого можно выделить еще ряд подтипов и даже типов, различающихся в основном характером утолщения антиклинальных стенок клеток эпидермы, а также формой этих клеток.

3.1. Подтип Campanula rapunculoides (рис. 4, *в*). Характерен для семян видов *C. rapunculoides*, *C. latifolia*, *C. oblongifolia*, *C. medium*, *C. punctata*, *C. glomerata*, *C. alliariifolia*, *C. sibirica*. Сюда же можно отнести семена изученных видов рода *Symphyandra*. От других подтипов отличается столбчатыми клетками эпидермы, а также сравнительно небольшими утолщениями их антиклинальных стенок, которые могут быть равномерными (*C. latifolia*, *C. oblongifolia*, *C. sibirica*) или имеют линзовидную форму (остальные 5 перечисленных видов рода *Campanula*). Полость клеток всегда хорошо видна, наименьшие размеры она имеет у видов с линзовидными утолщениями антиклинальных стенок. У видов с равномерным утолщением полость обычно больше двойной ширины утолщенной стенки, чем у семян этого типа, и отличается от типа Codonopsis. Кроме того, у *C. sibirica* толщина внутреннего слоя тесты различна по периметру семени.

3.2. Подтип Campanula rotundifolia (рис. 3). Характерен для семян видов *C. rotundifolia*, *C. alpina*, *C. erinus*, *C. persicifolia*, *C. albovii*, а также для видов рода *Azorina*. По строению семенной кожуры сходен с семенами типа Jasione и отличается от последних только большей вытянутостью клеток эпидермы в тангенциальном направлении, а также их более мощными наружными периклинальными стенками. Общая толщина тесты колеблется от 10 до 25 мкм. Внутренний ее слой тонкий, постоянной толщины, иногда в нем видны сильно сжатые полости эндотелиальных клеток, что также отличает этот тип структуры семян от типа Jasione. Клетки эпидермального слоя прямоугольной формы, иногда квадратные. Их антиклинальные стенки сильно утолщены, эти утолщения имеют форму от прямоугольных и квадратных (*C. erinus*) до сильно выпукло линзовидных (*C. alpina*), стенки часто почти смыкаются в полости клетки, которая, если и просматривается, намного меньше величины утолщения.

4. Тип Isotoma. Как и предыдущий тип, может быть разделен на два подтипа, для которых в целом характерны сравнительно толстая семенная кожура — 30—40 мкм, а также прямоугольной формы клетки эпидермы с линзовидно утолщенными антиклинальными стенками, толстыми и выгнутыми в сторону внутреннего слоя внутренними периклинальными стенками и сравнительно тонкими, иногда вогнутыми в полость внешними периклинальными стенками.

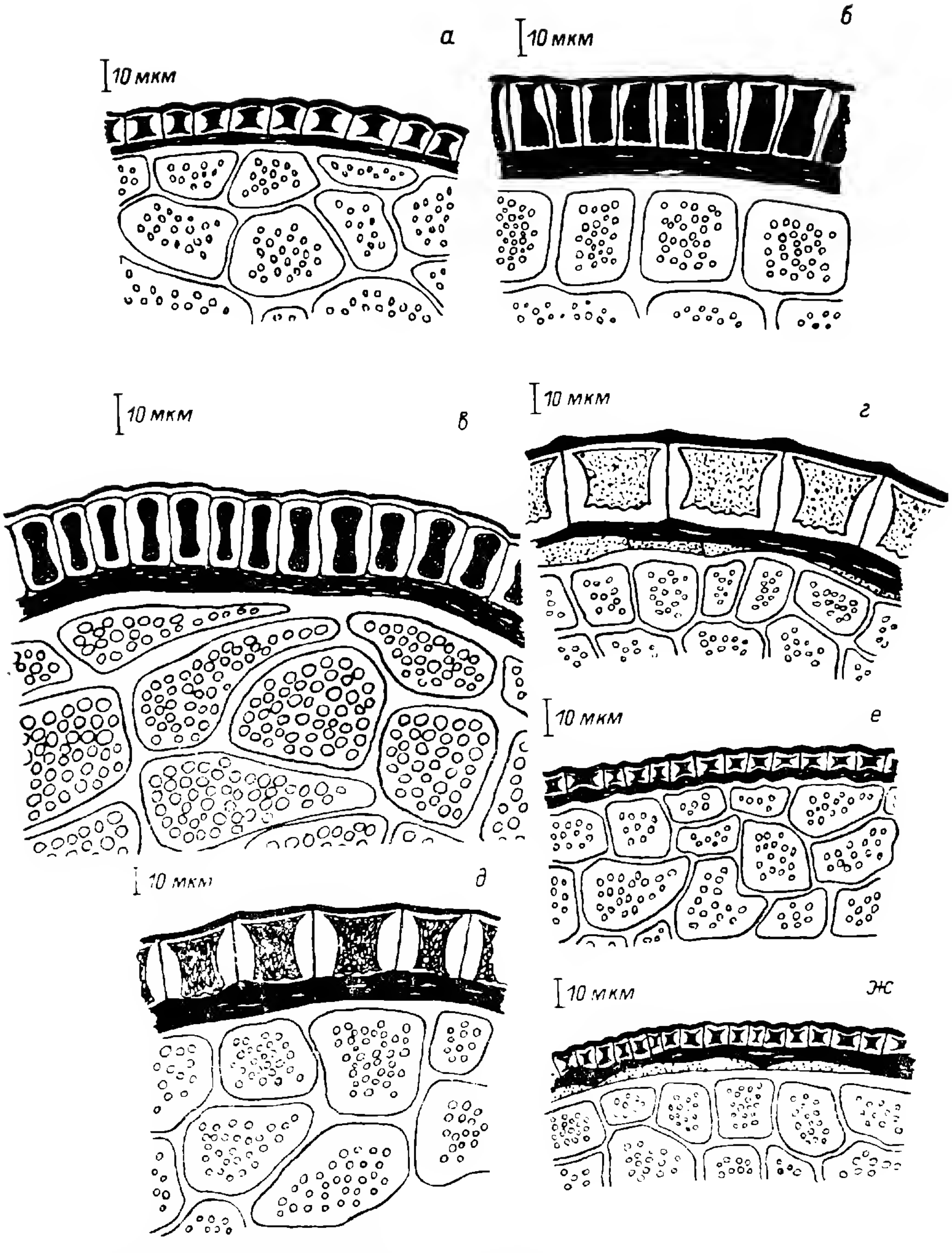


Рис. 4. Фрагменты поперечного среза семян (семенная кожура и верхние слои эндосперма)

7 — слой эндотелиальных клеток семенной кожуры; обозначения остальных слоев см. рис. 3; *а* — *Jasione laevis*, *б* — *Codonopsis clematidea*, *в* — *Campanula rapunculoides*, *г* — *Isotoma petraea*, *д* — *Campanula carpatica*, *е* — *Adenophora liliifolia*, *ж* — *Campanula hypopolia*, *з* — *Wahlenbergia matcheusii*, *и* — *Ostrowskia magnifica*, *к* — *Musschia wollastonii*, *л* — *Canarina canariensis*, *м* — *Edraianthus graminifolius*, *н* — *Lobelia cardinalis*.

Полость хорошо видна — она равна или немного больше двойного утолщения антиклинальной стенки.

4.1. Подтип Isotoma (рис. 4, *г*). Кроме вышеперечисленных особенностей характеризуется тонким внутренним слоем семенной кожуры (примерно третья часть ее общей толщины), в котором эндотелиальные клетки облитерированы неполностью: видны антиклинальные стенки и полости, что и отличает данный тип от последующего.

4.2. Подтип Campanula carpatica (рис. 4, *д*). Включает семена единственного вида. По сравнению с подтипом Isotoma имеет более тонкий и плотный внутрен-

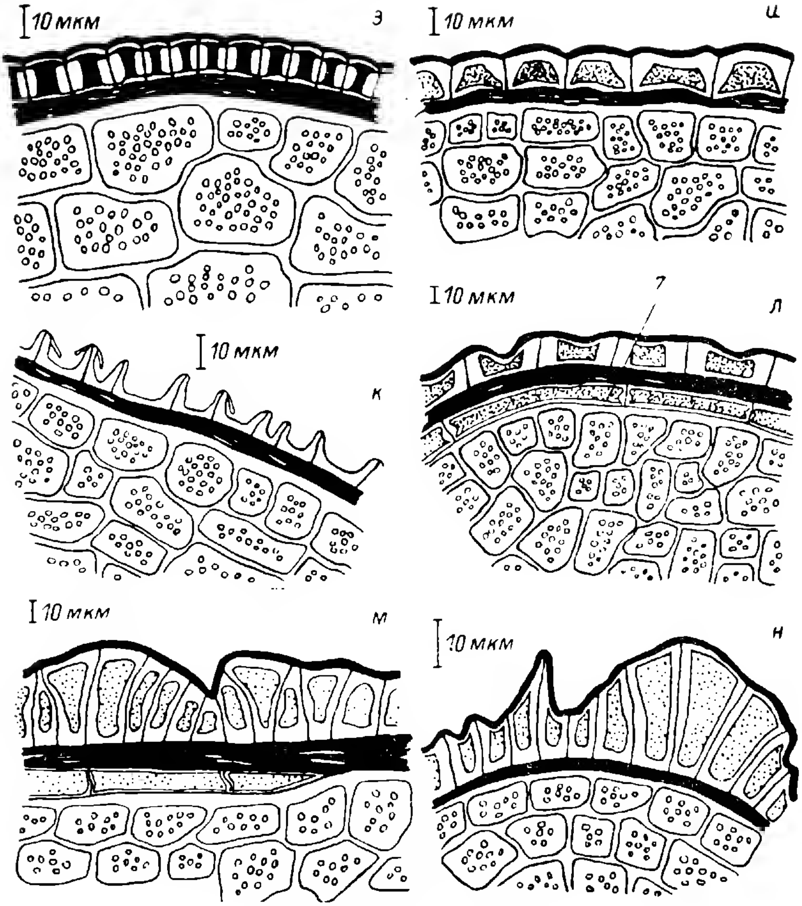


Рис. 4 (*продолжение*).

ний слой семенной кожуры (его толщина не превышает четверти общей толщины тесты.)

5. Тип Adenophora. Характеризуется гантелевидной формой эпидермальных клеток семенной кожуры, что обусловлено прогибом периклинальных стенок в полость, а также почти полукруглым утолщением антиклинальных стенок. Распадается на два подтипа.

5.1. Подтип Adenophora (рис. 4, *е*), свойственный также семенам представителя рода *Gitopsis*. Кроме вышеперечисленных особенностей характеризуется наиболее тонкой семенной кожурой — 10—15 мкм. Внутренний слой постоянной толщины, порядка 5 мкм, у *Adenophora lilifolia* — волнистый.

5.2. Подтип Campanula hypopolia (рис. 4, *ж*). Включает семена единственного вида. От предыдущего подтипа отличается строением внутреннего слоя семенной кожуры: его толщина 7 мкм, наружная поверхность волнистая, по периметру просматриваются сильно сжатые полости эндотелиальных, а иногда и паренхимных клеток. Клетки эпидермального слоя вытянуты в тангенциальном направлении, как и у предыдущего подтипа; полости видны хорошо.

6. Тип Wahlenbergia. По строению семенной кожуры также распадается на несколько подтипов. Для семян исследованных видов *W. saxicola*, *W. matchewsii* и *W. gracilis* характерно приблизительно одинаковое строение (рис. 4, *з*). Эпидермальный слой состоит из клеток столбчатой, реже квадратной формы с мощными периклинальными стенками и равномерными утолщениями прямоугольной формы на антиклинальных стенках. Полость клетки просматривается в виде узкой полосы, по ширине примерно равной величине утолщения антиклинальной стенки. Подобное строение семенной кожуры является как бы промежуточным между подтипом Campanula rotundifolia и типом Codonopsis.

Семена иного строения отмечены Thulin (1975) у видов *W. krebsii*, *W. pusilla*, *W. tsaratananae*, *W. cerastioides*. У первых трех видов семенная кожура напоминает подтип Campanula rotundifolia, а у последнего вида ее строение сходно со строением типа Codonopsis.

7. Тип, характерный для семян видов, относящихся к родам *Ostrowskia* и *Cyananthus* (рис. 4, *и*). Очертания внутреннего слоя семенной кожуры волнистые. Эпидермальные клетки сильно вытянуты в тангенциальном направлении; внешние и внутренние периклинальные стенки одинаковой толщины, часто вогнуты в полость. Антиклинальные стенки имеют характерные утолщения в форме клина, острым концом обращенного внутрь семени. Именно такая форма утолщения, а также большая вытянутость клеток по периметру позволяют выделить эти семена в особый тип.

8. Тип Musschia (рис. 4, *к*). Эпидермальный слой в зрелом семени представлен частично разрушенными клетками: тонкая наружная периклинальная стенка разрывается, и лишь в некоторых клетках видны ее остатки. Антиклинальные стенки более или менее равномерно утолщенные, выглядят на поперечном срезе как своеобразные «шипы», расстояние между которыми 10—15 мкм. Внутренняя периклинальная стенка клеток эпидермы толстая. Общая толщина тесты, включая шипы, порядка 20 мкм.

9. Тип Canarina (рис. 4, *л*). Средняя толщина семенной кожуры здесь наибольшая среди всех изученных видов — 60 мкм. Во внутреннем слое отчетливо выделяется эндотелий, состоящий из прямоугольных, вытянутых в тангенциальном направлении клеток с линзовидно утолщенными антиклинальными стенками. Внешняя часть внутреннего слоя представлена сильно облитерированными клетками и видна как узкая полоса коричневого цвета. Эпидермальный слой представлен сильно вытянутыми в тангенциальном направлении клетками. Их антиклинальные стенки имеют мощные, более или менее равномерные утолщения, достигающие толщины 30 мкм. Наружная периклинальная стенка тонкая, сильно вогнута внутрь и иногда смыкается с внутренней толстой периклинальной стенкой, в связи с чем полость почти полностью закрыта, а поверхность кажется ячеистой.

10. Тип Edraianthus (рис. 4, *м*). Толщина тесты колеблется от 10 до 100 мкм. Внутренний слой неодинаковой толщины, и там, где она наибольшая, отчетливо просматриваются полосы сжатых клеток. В отдельную группу семена видов рода *Edraianthus* выделены из-за своеобразного строения клеток эпидермы: они имеют неправильную форму с равномерными утолщениями всех четырех стенок, иногда антиклинальные стенки утолщены немного больше, форма утолщения — линзовидная. Стенки имеют неодинаковую длину, поэтому форма и размер клеток различны.

11. Тип Lobelia (рис. 4, *н*). По строению семенной кожуры семена изученных представителей рода напоминают семена рода *Edraianthus*. Ее средняя толщина — 30—35 мкм. Внутренний слой постоянной величины, волнистый, тонкий. Эпидерма состоит из неправильных по форме клеток, антиклинальные стенки которых незначительно утолщены. Утолщение равномерное, у коротких стенок иногда линзовидное. Размеры стенок различные, что и создает неправильность формы. Наружная периклинальная стенка тонкая (этот признак отличает семена видов рода *Lobelia* от предыдущего типа), часто вогнута внутрь полости, где почти смыкается с внутренней, более мощной периклинальной стенкой (в основном это происходит у клеток с низкими антиклинальными стенками). В местах, где видна полость, ее ширина в тангенциальном направлении может достигать 15 мкм, т. е. намного больше ширины антиклинальной стенки.

Обсуждение

Полученные данные анатомического строения семян 46 видов сем. *Campanulaceae* позволяют дополнить сведения, содержащиеся в литературе. Так, в известной сводке Corner (1976) по строению тесты были выделены два типа семян на основе формы клеток эпидермы и характера утолщения их стенок, первый включал роды *Isotoma* и *Pentaphragma*, второй — *Campanula*, *Downingia*, *Wahlenbergia*. Наши данные не противоречат этой классификации, но более детальное исследование позволило выделить 11 типов строения семенной кожуры и в то же время найти сходные формы по этому признаку в различных родах.

Эти 11 типов во многих чертах сходны с системой, предложенной Федоровым. Например, коленам *Ostrowskieae*, *Edraiantheae* соответствуют отдельные типы нашей классификации. Похожее строение семенной кожуры отмечено также у видов родов *Phyteuma*, *Asyneuma*, *Legousia* и *Codonopsis*, *Platycodon*, которые по системе Федорова объединены в отдельные колена (*Phyteumateae* и *Wahlenbergieae*).

Если рассматривать анатомическое строение семян сем. *Campanulaceae*, то можно отметить его сравнительную однородность. При анализе основных анатомических признаков семян, приведенных в таблице, определенные корреляции, полезные в систематическом отношении, не обнаружены. Исключением в этом плане является строение семенной кожуры. Для зрелых семян представителей сем. *Campanulaceae* отмечена ее двухслойная структура, где клетки эпидермы приняли на себя механическую функцию благодаря сильно утолщенным и лигнифицированным стенкам. Близкое строение среди представителей других семейств обнаруживают семена видов сем. *Gentianaceae* (Netolitzky, 1926). Как признаки строения семенной кожуры, так и ряд других структурных особенностей свидетельствуют о значительной продвинутости и специализации семян в сем. *Campanulaceae*. Наиболее примитивный, на наш взгляд, из рассмотренных в работе видов — *Canarina canariensis* — имеет наиболее толстую и ярко выраженную трехслойную кожуру, мелкий зародыш и мощный эндосперм.

Что касается систематики внутри семейства, то представители подсемейств *Campanuloideae* и *Lobelioideae* характеризуются рядом общих важных черт в строении семян: одинаковый тип зародыша, двухслойная семенная кожура, имеющая сходное строение у представителей разных подсемейств (например, виды рода *Isotoma* и *Campanula carpatica*), что подтверждает целесообразность их объединения в одно семейство. В то же время различия в степени деструкции внутреннего слоя тесты, форме и размерах клеток эпидермального слоя, а также утолщения их стенок в некоторых случаях могут быть полезны как один из признаков для определения систематического положения отдельных таксонов разного ранга: например, по строению семенной кожуры хорошо различаются роды *Edraianthus*, *Lobelia*, *Isotoma*, да и каждый вид в отдельности имеет свое сочетание признаков строения тесты. Кроме того, эти признаки, вероятно, будут полезны для определения межродовых связей в семействе.

Из вышесказанного можно сделать следующие выводы: строение семенной кожуры как один из важных систематических признаков свидетельствует о значительной продвинутости и специализации семян в сем. *Campanulaceae*. По строению семенной кожуры выделено 11 типов семян, соответствующих в основных чертах классификации, принятой для сем. *Campanulaceae* Федоровым во «Флоре СССР», что вновь подтверждает естественность этой системы. По структуре семян наблюдается большое сходство между представителями *Campanuloideae* и *Lobelioideae*.

ЛИТЕРАТУРА

Колаковский А. А. Новый декоративный колокольчик с цветников Абхазии. — Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 1976, вып. 102, с. 36—39. — *Колаковский А. А.* Еще два новых монотипных рода для флоры СССР. — Сообщ. АН ГССР, 1981, т. 103, № 1, с. 149—152. — *Колаковский А. А., Сердюкова Л. Б.* Новые данные к систематике кавказских колокольчиков. — Зам. сист. геогр. растений, 1980, вып. 36, с. 44—58. — *Меликян А. П.* Значение признаков строения семенной кожуры для видовой таксономии (на примере рода *Alisma* L.). — Учен. зап. Ереван. гос. ун-та, естеств. науки, 1968, № 2, с. 158—161. — *Меликян А. П.* Типы семенной кожуры *Hamamelidaceae* и близких семейств в связи с их систематическими взаимоотношениями. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 350—359. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Семейство *Campanulaceae*. Семейство *Lobeliaceae*. — В кн.: Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982, с. 192—193. — *Тахтаджян А. Л.* Морфологическая эволюция покрытосеменных. М.: Изд-во МОИП, 1948. 302 с. — *Тахтаджян А. Л.* Колокольчиковые (*Campanulaceae*). — В кн.: Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981, т. 5 (2), с. 447—461. — *Федоров Ан. А.* Колокольчиковые — *Campanulaceae*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, т. 24, с. 126—450. — *Харадзе А. Л.* Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секции *Medium*. — Зам. сист. геогр. растений, 1949, вып. 15, с. 14—33. — *Харадзе А. Л.* К флорогенезу кавказских колокольчиков. — Зам. сист. геогр. растений, 1970, вып. 28, с. 89—102. — *Beltran I. C.* Embryology of *Isotoma petraea*. — Austral. J. Bot., 1970,

vol. 18, N 2, p. 213—221. — *Berggren G.* Reviews on the taxonomy of some species of the genus *Brassica*, based on their seeds. — Svensk Bot. Tidskr., 1962, vol. 56, N 1, p. 65—135. — *Cooper G. O.* Microsporogenesis and development of seeds in *Lobelia cardinalis*. — Bot. Gaz., 1942. vol. 104, N 1, p. 72—81. — *Corner E. J. H.* Seeds of dicotyledons. Cambridge: Univ. Press., 1976, vol. 1. 312 p. — *Crété P.* Contribution á l'étude de l'embryon chez les Campanulacées et les Lobeliacées. — Bul. Soc. Bot. France, 1956, t. 103, N 7, p. 446—454. — *Damboldt J. Lobeliaceae. Campanulaceae.* — In: Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh: Univ. Press., 1978, vol. 6, p. 1—89. — *De Candolle A. L. P. P.* Monographie des Campanulées. Paris, 1830. 384 c. — *Hewitt W. C.* Seed development of *Lobelia amoena*. — J. Elisha Mitchel Sci. Soc., 1939, vol. 55, N 1, p. 63—83. — *Kapil R. N., Vijayaraghavn M. R.* Embryology and systematic position *Pentaphragma horsfieldii* (Miq.) Airy Shaw. — Cur. Sci., 1962, vol. 31, N 7, p. 270—272. — *Kaplan D.* Seed development in *Downingia*. — Phytomorphology, 1969. vol. 19, N 3, p. 253—278. — *Kausik S., Subramanyam K.* Embryology of *Isotoma longiflora* Presl. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1947, vol. 26, N 4, p. 164—167. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen — Samen. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntralger, 1926. 364 p. — *Schönland S. Campanulaceae.* — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilen. Leipzig. 1889, Teil 4, Abt 5, p. 40—70. — *Subramanyam K.* An embryological study of *Lobelia pyramidalis* Wall. with special reference to the mechanism of nutrition of embryo in family *Lobeliaceae*. — New Phytol., 1948, vol. 48, N 3, p. 365—373. — *Subramanyam K.* A contribution to our knowledge of systematic position of *Sphenocleaceae*. — Proc. Ind. Acad. Sci., 1950. vol. 31, sect. B, N 1, p. 60—65. — *Subramanyam K.* Flower structure and seed development in *Isotoma fluviatilis* F. v. M. — Proc. Nat. Inst. Sci. India, 1951, vol. 17, N 4, p. 275—287. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*) in tropical Africa and Madagascar. N. Y., 1975. 224 p. — *Thulin M. Campanulaceae.* — In: Flora of Tropical East Africa. London: 1976. 40 p. — *Vaughan J.* Seed structure and taxonomy of the *Cruciferae*. — Bot. J. Lin. Soc., 1971. vol. 64, N 4, p. 383—409. — *Want J.* Sporogenesis, gametogenesis and embryogeny of *Wahlenbergia bicolor* N. Lothian. — Austral. J. Bot., 1963, vol. 11, N 2, p. 152—167. — *Ward D.* Keys to the flora of Florida. *Campanulaceae.* — Phytologia, 1978, vol. 39, N 1, p. 1—13.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 6 VI 1983.

SUMMARY

The paper deals with the anatomical structure of seeds in 46 species of the *Campanulaceae* family. The most salient differences have been observed in the structure of the testa, which, in this family, consists of two layers, and only the species *Canarina canariensis*, considered as the most primitive from the viewpoint of its anatomy, has a three-layered testa. On the basis of the differences in its inner and epidermal layers, eleven groups have been distinguished, which, in general, correspond with the classification developed for the *Campanulaceae* by An. A. Fyodorov in the «Flora of the USSR». As a whole, the seed structure in this family reveals their considerable advancement, specialization and relative homogeneity. Considering anatomical seed structure as one of the important taxonomic features, it has been found reasonable to unite both *Campanuloideae* and *Lobelioideae* into one family under subfamily rank.

УДК 582.394.75 : 551.781.5 (574)

И. А. Ильинская, Г. П. Пнева

ПАПОРОТНИКИ ОЛИГОЦЕНОВОЙ ФЛОРЫ ГОРЫ АШУТАС В КАЗАХСТАНЕ

I. A. ILJINSKAJA, G. P. PNEVA. FERNS OF THE OLIGOCENE FLORA OF THE ASHUTAS MOUNTAIN IN KAZAKHSTAN

Детально исследованы, описаны и изображены и частично переопределены остатки папоротников, обработанные ранее, а также из новых сборов. Установлено присутствие во флоре Ашутаса *Osmunda heeri*, *Onoclea sensibilis*, *Woodwardia endoana* и *Salvinia mildeana*, определения же *Pteris* sp. и *Dryopteris* sp. квалифицированы как не вполне достоверные, а роды *Lygodium* и *Antrophyopteris*, а также вид *Salvinia natanella* исключены из состава флоры Ашутаса. Роды *Osmunda*, *Woodwardia* и *Salvinia* унаследованы тургайской флорой Ашутаса от субтропической флоры, занимавшей Зайсанскую впадину в эоцене, а *Onoclea sensibilis*, вероятно, является дериватом гренландской теплоумеренной флоры и впервые установлена для олигоцена СССР, тогда как *Woodwardia endoana* впервые определена для территории СССР, а *Salvinia mildeana* — для Восточного Казахстана.

Гора Ашутас находится в Зайсанской впадине северо-восточного Казахстана. Это самое богатое местонахождение классической тургайской флоры, из которого установлена целая серия одновозрастных монотопных флористических комплексов (Ильинская, 1957). Обработка 6 коллекций из этого местонахождения, осуществленная последовательно двумя коллективами авторов, легла в основу монографии (Криштофович и др., 1956), которая до сих пор остается самой крупной монографией классической тургайской флоры. Флора Ашутаса выделяется среди остальных тургайских флор разнообразием наземных папоротников. Однако они не получили полноценной характеристики в указанной монографии. Достаточно сказать, что 3 из них были опубликованы без изображений. Кроме того, в список флоры Ашутаса был ошибочно включен водный папоротник *Salvinia natanella* Shap., все остатки которого, описанные в монографии, происходят из отложений верхнего эоцена подножия хр. Манрак (Ильинская, 1957). Наличие в сборах В. К. Василенко 1953 г. (колл. 499, 500) прекрасных по сохранности остатков листьев *Woodwardia* и *Salvinia*, неполнота опубликованной характеристики большинства папоротников флоры Ашутаса и определения в ней родов *Lygodium* и *Antrophyopteris*, чуждых тургайской флоре, побудили нас провести новое исследование всех остатков папоротников из горы Ашутас.

Исследования проводили под бинокулярным микроскопом МБС-2 с созданием авторских документально точных рисунков методом обводки фотографий под бинокуляром (Ильинскан, 1964) и с детальным сравнением с современными папоротниками, хранящимися в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Самым постоянным папоротником флоры Ашутаса является *Osmunda heeri*, остатки отдельных перышек которого обнаружены в 6 пунктах сбора. Это обычный для тургайской флоры папоротник, известный из ряда пунктов европейской и азиатской частей СССР (Ильинская, 1968; Фаталиев, 1973), причем его область распространения заполняет хиатус в ареале близкого к нему современного вида *O. regalis* L. s. l., который охватывает тропические, субтропические, теплоумеренные и отчасти умеренные области Евразии, Америки и Африки. *O. heeri* появляется в Зайсанской впадине в позднем эоцене в составе субтропической флоры (Ильинская, 1962). Вид *Woodwardia endoana* встречен только в 2 пунктах сбора, но представлен более обильными и полными остатками. Он впервые установлен для территории СССР на Ашутасе и одновременно в Западной Сибири, где его остаток был ранее описан под другим названием. *W. endoana* совмещает в себе признаки двух современных викарных видов: *W. japonica* Sw. и *W. virginica* (L.) Smith, причем ашутасские экземпляры обнаруживают большее сходство с последним видом. Близкий к *W. endoana* вид был установлен в составе теплоумеренной палеоценовой кивдинской флоры Дальнего Востока. В Зайсанской впадине род *Woodwardia*, так же как и род *Osmunda*, появляется еще в эоцене. Эта впадина является западным форпостом распространения *Woodwardia* этого родства, тогда как далее — в Туркмении, на Кавказе и в Западной Европе — обнаружены остатки, почти идентичные другому современному виду — *W. radicans* (L.) Sw. Третий достоверный наземный папоротник флоры Ашутаса *Onoclea sensibilis* L. установлен по единственному фрагменту, но с прекрасно сохранившимися деталями, совершенно идентичными единственному современному виду рода *Onoclea*, почему и отнесен к нему. *O. sensibilis* имеет характерный разорванный ареал: Восточная Азия — Восточная Северная Америка. Этот вид известен из раннепалеогеновых теплоумеренных флор северо-востока Азии и впервые установлен для Казахстана и олигоцена СССР в целом. Определения *Dryopteris* sp. и *Pteris* sp. основаны на фрагментах с плохо сохранившимися деталями жилкования, что не позволяет с полной уверенностью отнести их к названным родам, но и не исключает их принадлежности к ним. Определения родов *Lygodium* и *Antrophyopteris* не подтвердились: первый оказался остатком рода *Osmunda*, а второй — *Onoclea*.

Водный папоротник *Salvinia mildeana* Goepp. представлен двумя листьями из одной точки сбора. Это характерный вид тургайской флоры Западного Казахстана: В Зайсанской впадине в эоцене был распространен близкий к нему вид *S. mirabilis* Iljinskaja (Ильинская, 1966), который, так же как *S. mildeana*, обнаруживает наибольшее сходство с южно-американским современным видом *S. oblongifolia* Mart. Отпечаток из Ашутаса, упомянутый одним из авторов статьи (Ильинская, 1957) как *S. natanella*, принадлежит *S. mildeana*.

Относительно высокий процент переопределения состава папоротников, опубликованного в монографии флоры Ашутаса (Криштофович и др., 1956), не следует экстраполировать на достоверность определений в этой монографии голосеменных и покрытосеменных растений. Крупные размеры листьев и прекрасная сохранность их деталей позволили авторам монографии и без бинокуляра получить достаточно полную характеристику видов голосеменных и покрытосеменных, которые, кстати, все опубликованы с изображениями. Высокая достоверность их определения подтверждается малым числом переопределений — всего 7 таксонов за 30 лет, протекшие со времени написания монографии: *Populus balsamoides* var. *jarmolenkoi* Iljinskaja переведен в *P. jarmolenkoi* (Iljinskaja) Iljinskaja; *Quercus antipovii* Krysht. и отпечатки, определенные как *Castanea atavia* Ung., — в *C. antipovii* (Krysht.) Iljinskaja; *Styrax neuburgiae* Baik. — в *Alnus neuburgiae* (Baik.) Iljinskaja; *Cannophyllites borealis* Palib. и отпечатки, определенные как *C. flaccidifolius* (Berry) Krysht., — в *Zingiberopsis borealis* (Palib.) Iljinskaja; тип *Ostrya antiqua* Grub. оказался листом *Ulmus carpinoides* Goepp. При пользовании монографией следует еще учитывать, что при ее написании около 20 форм флоры Ашутаса остались не определенными и в ней не отражены. Ниже даются описания папоротников флоры Ашутаса; все фотографии к ним выполнены Г. И. Петровой.

Семейство *Osmundaceae*

Osmunda heeri Gaudin ex Heer[1]

(рис. 1, *а*; 2, *7*, *8* — см. вклейку)

1859. *Osmunda heeri* Gaudin ex Heer, Fl. tert. Helvetiae, III, p. 155, t. CXLIII, fig. 1.

1956. *O. doroshiana* Goepp., Палибин и Криштофович в Криштофович и др. Олигоценовая фл. горы Ашутас, с. 45, табл. I. фиг. 1, 2; рис. 5.

---

[1] Подробная синонимия и сравнение с современными видами приведены в работе Ильинской (1968).

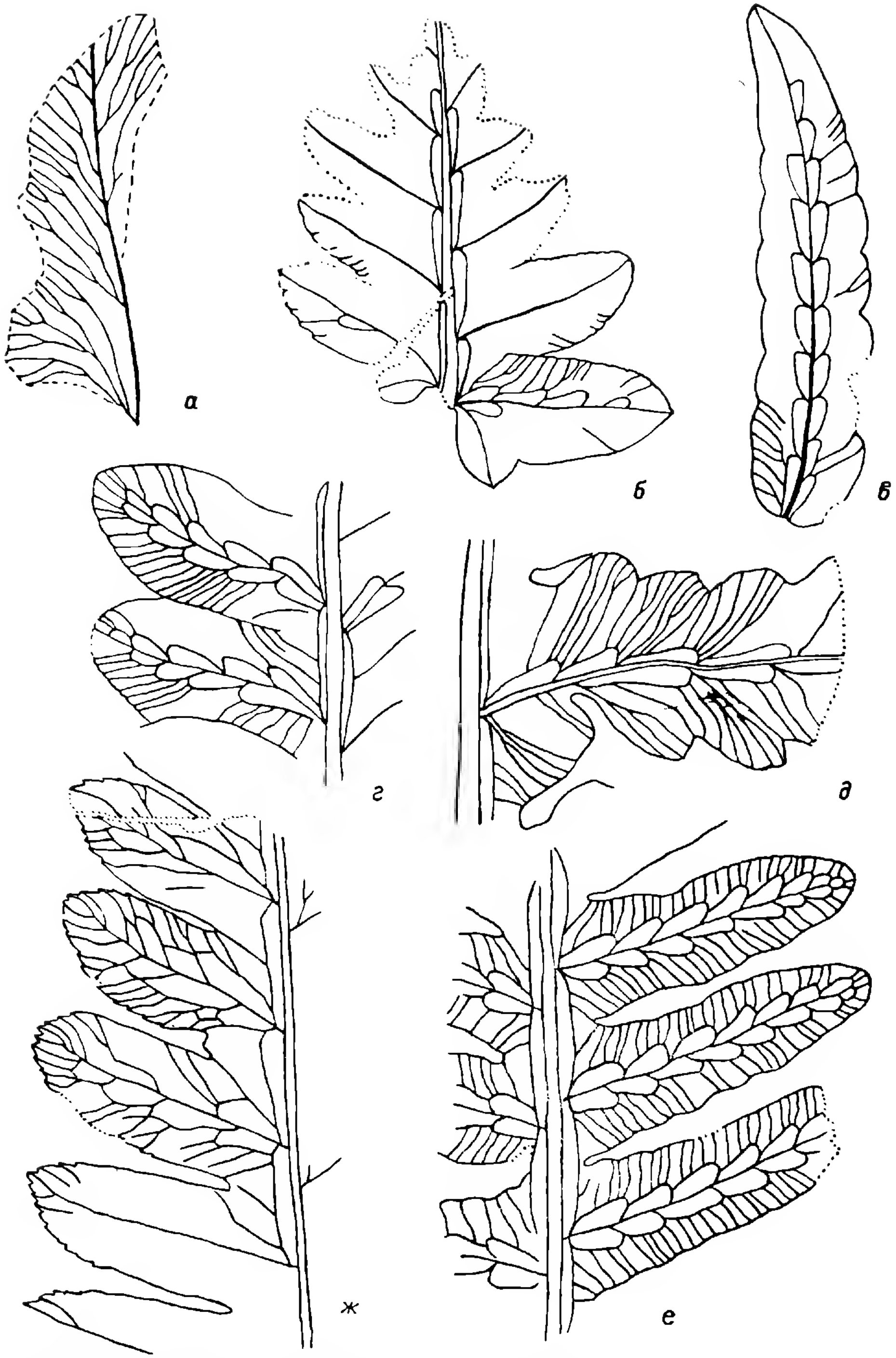


Рис. 1. *Osmunda heeri*, ×3 (*а*), *Woodwardia endoana*, ×3 (*б—е*), *Pteris* sp.?, ×3 (*ж*).

а — колл. 2113, отп. 975; *б* — колл. 500, отп. 75; *в* — колл. 499, отп. 62; *г* — колл. 499, отп. 59; *д* — колл. 499, отп. 157; *е* — колл. 499, отп. 155; *ж* — колл. 370, отп. 12.

1956. *Lygodium* sp., Палибин и Криштофович, l. c., с. 46, рис. 6.

1968. *Osmunda heeri* Gaudin, Ильинская, Неогеновые фл. Закарпатской обл. УССР, с. 33, табл. XXXI, фиг. 1—3, табл. LI, фиг. 4; рис. 6.

1971. Челебаева, Вопросы стратигр. континент. кайнозоя Камчатки, с. 64, табл. II, фиг. 1—18.

1973. *O. heeri* Gaudin ex Heer, Фаталиев, Морфологич. характеристика третич. папоротников *Pteris parschlugiana* и *Osmunda heeri*, с. 6., рис. 1, Б.

1976. Пнева и Шварева в Баранова и др., Миоцен Мамонтовой Горы, с. 89, табл. II, фиг. 1—3.

Голотип: отпечаток части листа из аквитана Риваца в Швейцарии. Heer, 1859, l. c.

Исследованные экземпляры: колл. 81 : 23; колл. 145 : 15; колл. 496 : 12; колл. 499 : 46; колл. 2113 : 637, 648, 651, 688, 693, 704, 717, 731, 741, 749, 975а, 1582.

Отпечатки из коллекций Василенко принадлежат крупным перышкам 6.9 см дл. и 1.7 см шир. (рис. 2, 7), что существенно дополняет характеристику этого вида во флоре Ашутаса, так как в старых коллекциях имеется только фрагмент основания такого крупного перышка (Криштофович и др., 1956, рис. 5, д, отп. 749 — в работе ошибочно приведен № 777), а остальные, в том числе и цельные, перышки значительно мельче и достигают 4.5 см дл. и 1 см шир. Рис. 5 в монографии имеет некоторые неточности: у отпечатков, изображенных на фиг. *а* и *в*, основание асимметричное: округлое на одной половине и клиновидное на другой, тогда как на фиг. *а* оно показано оборванным, а на фиг. *в* — симметричным, кругло-сердцевидным, кроме того, у последнего отпечатка длина уменьшена на $^1/_4$.

Отпечатки 960 с противоотпечатком 975 (рис. 1, *а*) и 1055, отнесенные в монографии к *Lygodium* sp., несомненно принадлежат к *Osmunda heeri*, так как имеют толстую прямую главную жилку и вторичные жилки, проходящие так же, как у рода *Osmunda*, а перышки *Lygodium* отличаются быстро истончающейся главной жилкой и более густой сетью вторичных жилок.

Семейство *Aspidiaceae*

Woodwardia endoana Oishi et Huzioka

(рис. 1, *б—е;* 2, *5*, *6*; 3, *4—6;* 4, *1—3;* 5, *1—4* — см. вклейки)

1933. *Woodwardia latiloba* auct. non Lesq., Введенский, Материалы к арктотретичной флоре С.—З. Сибири, с. 50, табл. III, фиг. 9, рис. 2.

1941. *W. endoana* Ôishi et Huzioka, Studies on the Cenozoic pl. of Hokkaido and Karahuto. I. Ferns from the *Woodwardia sandstone* of Hokkaido, p. 187, t. XLI, fig. 5, 6; t. XLII, fig. 1—3, 5, 6.

1941. *W. decurrens* Ôishi et Huzioka, l. c., p. 189, t. XLII, fig. 4, 4a, t. XLIII, fig. 1—5.

1968. *W. japonica* Sw. var. *eocenica* Endo, Fl. from the Eocene Woodwardia formation, p. 417, t. I, fig. 2, 3.

Лектотип: отпечаток части листа из вудвардиевых слоев верхнего эоцена Хоккайдо, Ôishi, Huzioka, 1941, l. c., t. XLI, fig. 6.

Исследованные экземпляры: колл. 499 : 16, 29, 31, 44, 48, 59, 62а, б, 65, 66а, б, 67, 75, 99, 107, 125, 129а, б, 130, 134, 138, 144, 155 с противоотпечатком 158, 157а, б, 199; колл. 500: 4, 7, 64, 67, 75 с противоотпечатком 99, 82, 90, 91, 97, 104, 109, 115.

Всего в обеих коллекциях обнаружено более 30 остатков листьев этого вида. Большинство из них принадлежит крупным стерильным перьям и их фрагментам, реже встречаются мелкие стерильные перья и крупные и мелкие фертильные перья и их фрагменты и, кроме того, сохранился почти полный лист мелкого растения.

На отпечатках 155 и 158 колл. 499 сохранился полный отпечаток крупного перисто-рассеченного фертильного пера (рис. 1, *е*; 3, *6*; 4, *3*). Он достигает 13 см дл. и 3 см шир. и рассечен, за исключением верхушки, до $^4/_5$ на продолговатые сегменты 0.5—0.6 см шир., разделенные широкими выемками (до 0.3 см шир.). Длина сегментов возрастает от 0.5 см в основании пера до 1.5 см в его середине, а к верхушке снова уменьшается, и перо заканчивается цельным кончиком 1.5 см дл., близким по форме к сегментам из средней части пера; верхушка сегментов тупая, а края параллельные друг другу, слегка волнистые и мелкогородчатые; последнее видно только под бинокуляром. Главная жилка пера толстая, около 1 мм толщины, вдоль нее находятся длинные сорусы, ограниченные жилками, соединяющими основания главных жилок сегментов; вдоль последних также расположено до 6 пар продолговатых сорусов, достигающих до 1.0—1.5 мм длины, которые ограничены петлями, проходящими вдоль главных жилок сегментов. От каждой петли отходят 3—4 неветвящиеся или же изредка дихотомирующие вторичные жилки.

Полный отпечаток стерильного пера примерно такого же размера сохранился на отп. 59 колл. 499 (рис. 1, *г*; 4, *1*, *2*), Он отличается от описанного выше пера более широкими сегментами (0.6—0.7 см шир.), разделенными очень узкими выемками, так что края соседних сегментов местами налегают друг на друга и, кроме того, наличием ушек у нижних сегментов и большей частью дихотомирующими вторичными жилками. Такие же ушки при основании нижних сегментов имеются при основании короткого, но широкого в основании пера (рис. 1, *б*; 5, *3*, *4*). У небольшого пера сегменты подобны по форме сегментам крупного пера, но наряду с этим встречаются мелкие узкие перья. Например, на отп. 138 колл. 499 (рис. 2, *5*, *6*) перо имеет длину около 6.5 см при ширине 1.2 см и рассечено только до половины на широкие короткие сегменты. На отп. 62 колл. 499 сохранился отпечаток фертильного простого пера 2.4 см дл. и 0.5 см шир. с крупноволнистым краем (рис. 1, *в*; 3, *4*, *5*), у него в отличие от крупного фертильного пера, описанного выше, все вторичные жилки дихотомируют и некоторые из них до 3 раз. Близкие к нему по форме и размерам перья сохранились в верхней части листа на отп. 157 колл. 499 (рис. 5, *1*, *2*); в его нижней части сохранились 3 простых коротких пера, а в средней — 5 пар лопастных перьев, вероятно, около 3.5—4 см дл. (длина сохранившейся части 2 см), основания нижних из них низбегают на рахис, который в средней части окрылен относительно широко, а на верхушке — узко; в верхней части листа сохранились 4 простых пера, вероятно, принадлежавшие 4 парам. В средней части листа многие вторичные жилки дихотомируют.

Исследованные остатки почти идентичны типовым отпечаткам *W. endoana* из вудвардиевых слоев верхнего эоцена Хоккайдо, совпадая с ними формой и размерами перьев и тупой верхушкой сегментов, наличием ушек у основания пера, редкой дихотомией и числом вторичных жилок и длиной сорусов, отличаясь только параллельными до верхушки краями сегментов, тогда как у типовых экземпляров они начинают слегка сходиться с середины сегмента. Исходя из изменчивости листьев, наблюдаемой на ашутасском материале, мы помещаем в синонимы *W. endoana* второй вид, описанный из тех же слоев, — *W. decurrens*, отличающийся от типовых экземпляров *W. endoana* более узкими слегка островатыми сегментами и обычно дихотомирующими вторичными жилками. В синонимы этого вида мы поставили и *W. japonica* Sw. var. *eocenica* Endo, установленную из вудвардиевых слоев, с неполноценным голотипом в протологе — это фрагмент пера, изображенный в виде подрисованной фотографии, по которой невозможно судить о деталях жилкования, необходимых для диагностики вида, и с очень схематичным рисунком изотипа. Остатки из олигоцена Западной Сибири — флоры с. Антропова (Введенский, 1933) — отличаются от типа вида *W. latiloba* Lesq. большей рассеченностью пера и его меньшими размерами и несомненно относятся к *W. endoana*, поскольку изображенное перо по всем признакам идентично отп. 155 колл. 499. Типовой материал *W. endoana* и остатки из Ашутаса обнаруживают очень большое сходство с двумя викарными современными видами: *W. virginica* и *W. japonica*. Так, крупное фертильное перо (рис. 4, *3*) очень близко к фертильному перу *W. virginica* (рис. 4, *4*) по форме пера и сегментов и разделяющей их выемки и по деталям жилкования и размерам сорусов (рис. 3, *6*, *7*), отличаясь только цельным краем и обычно неветвящимися вторичными жилками.

Небольшое же узкое перо (рис. 2, *5*, *6*) имеет большее сходство с *W. japonica*, а мелкое перо (рис. 1, *в*; 3, *4*, *5*) — с *W. virginica*. Среди исследованных гербарных материалов не было обнаружено мелких экземпляров *W. virginica*, но листья, подобные изображенному на рис. 5, *1*, *2*, имеются у мелких растений *W. japonica*, а особенно сходные по форме листа — у *W. radicans* (L.) Sw. var. *orientalis* Sw. из северного Китая (сборы Г. Н. Потанина 18 VIII 1885), которые отличаются только отсутствием коротких простых перьев в основании листа. *W. virginica* распространен в восточной Северной Америке от Канады до Флориды. Кроме исследованного вида, на территории СССР установлены 2 ископаемых вида *Woodwardia*: *W. bureiensis* Fedotow и *W. roessneriana* (Ung.) Heer. Первый из них описан из кивдинской свиты палеоцена Дальнего Востока, близок к современному *W. japonica* и отличается от *W. endoana* рядом мелких признаков (Федотов, 1970), а второй вид, описанный из Западной Европы, близок к современному *W. radicans*, область распространения которого охватывает Средиземноморье, Гималаи, Юго-Восточную Азию и Америку от Калифорнии до Гватемалы. Гора Ашутас является самым западным пунктом распространения *W. endoana*, тогда как в эоцене Туркмении (Василевская, 1957) и сармате Кавказа (Фаталиев, 1961; Тахтаджян, 1963; Колаковский, Шакрыл, 1976) этот род уже представлен *W. roessneriana*.

Onoclea sensibilis L.

(рис. 5, *5*, *6*; 6)

1928а. *Onoclea* sp., Нейбург, О материалах Ашутасской экспедиции, с. 446.
1928б. Нейбург, Ископаемая растительность Зайсанской котловины, с. 1006.
1939. *O. sensibilis*, Криштофович, К истории растит. бассейна Сев. Двины и Закавказья, с. 371, табл. I, фиг. 1, 1а.
1953. Криштофович и Дорофеев, Ископаемые растения р. Ваенги, табл. II, фиг. 1—4.
1956. *Antrophyopteris* cf. *hamiltonensis* (Hollick) Krysht., Криштофович в Криштофович и др. Олигоцен. фл. горы Ашутас, с. 44.
1958а. *Onoclea sensibilis* L. var. *fossilis* Newb., Криштофович, Меловая фл. бассейна р. Анадыря, с. 22, рис. 1, *А*, *Б*.
1958б. Криштофович, Ископаемые фл. Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин, с. 108, табл. XI, фиг. 2.

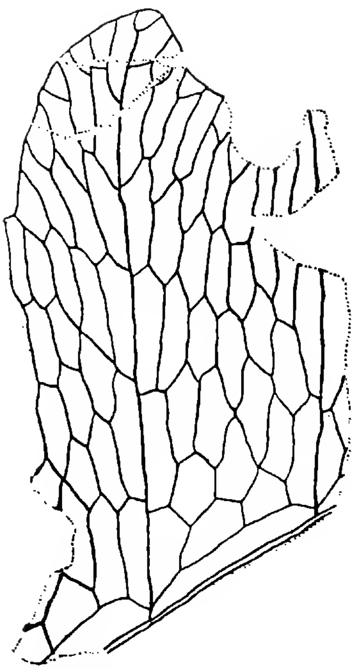
Исследованные экземпляры: колл. 2113 : 749а.

В коллекции имеется небольшой (1.5 см дл.), но очень характерный фрагмент половины пера с отчетливым жилкованием. Перо достигало в ширину около 5 см (ширина сохранившейся половины 2.4 см), оно было слаболопастным; полностью сохранилась одна лопасть, длина ее свободной части 0.5—0.6 см, край цельный. Сохранился участок 1.5 см дл. главной жилки пера около 0.2 мм толщины. От нее под углом 60° отходят две прямые, параллельные друг другу главные жилки лопастей, которые слегка выделяются среди характерной сеточки третичных жилок, совершенно идентичной таковой современного вида *O. sensibilis* L. (Ettingshausen, 1865, t. 134, fig. 1): параллельно главной жилке проходят низкие ломаные дуги, соединяющие основания главных жилок лопастей; с обеих сторон последних третичные жилки образуют по ряду симметричных вытянутых ячеек; между ними расположены ряды ячеек различной формы — от низких пятиугольных в центральной до узких продолговатых в краевой части пера.

Эти особенности жилкования исключают сближение исследованного остатка с *Antrophyopteris hamiltonensis* (Hollick) Krysht. — последний характеризуется продолговато-яйцевидными перышками, у которых от основания веерообразно расходится пучок равных по толщине жилок; последние многократно дивергируют и образуют сеточку из продолговатых ячеек.

Первой установила род *Onoclea* во флоре Ашутаса М. Ф. Нейбург (1928а, б), зафиксировав свое определение на этикетке к образцу 749. И. В. Палибин оставил этот отпечаток без определения.

От ископаемого вида *Onoclea hebridica* (Forbes) Gardner et Ettingsh., описанного из эоцена Англии (о. Малл), остаток из Ашутаса отличается деталями жилкования. Не исключено, что эта разница обусловлена неточностью изображения (Gardner and Ettingshausen, 1882, t. XIII, fig. 6a), но они могут быть откорректированы только по оригиналам. Также этот вид не может быть объединен с *O. sensibilis* var. *fossilis* Newb., описанной из палеоцена Северной Америки, которая отличается острыми лопастями, переходящими в сегменты, что изредка встречается у *O. sensibilis*, но не наблюдается у ископаемых находок рода *Onoclea* из Евразии. Принимая во внимание полное тождество исследованного остатка с листьями современной *O. sensibilis* и бóльшую близость к нему остальных



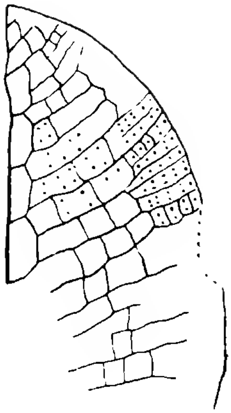


Рис. 7. Часть листа *Salvinia mildeana.* Колл. 500, отп. 61, ×3.

Рис. 6. Сегмент *Onoclea sensibilis.* Колл. 2113, отп. 749а, ×3.

ископаемых находок на территории СССР, чем к описанным ископаемым таксонам, мы относим их к современному виду *O. sensibilis*. Род *Onoclea* известен, кроме Ашутаса, на северо-востоке Азии из позднего мела и палеоцена хр. Рарыткин. а в европейской части — из плиоцена бассейна Северной Двины. Определение *O. sensibilis* var. *fossilis* из миоцена Камчатки (Челебаева, 1978, рис. 8, 2, 3) представляется сомнительным, поскольку изображения деталей жилкования существенно отличаются от таковых у *Onoclea*. *O. sensibilis* сейчас распространен в Приморье, на Сахалине, а также в восточном Китае, Японии и восточной Северной Америке от Ньюфаундленда до Флориды. В Приморье и на Сахалине он указывается для сырых лугов и в кустарниковых зарослях на опушке сырого леса.

Семейство *Salviniaceae*

Salvinia mildeana Goepp.[2]

(рис. 2, *1—4*; 7)

1855. *Salvinia mildeana* Goeppert, Tertiäre Flora von Schossnitz, p. 5, t. I, fig. 21—23.
1956. Шапаренко. История сальвиний. с. 30, табл. I, фиг. 1—4.
1957. *S. natanella* auct. non Shap., Ильинская, Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас, с. 406.
1963. Корнилова, Род *Salvinia* в Казахстане, с. 87, табл. II, фиг. 1—6, 10, 11.

Лектотип: отпечаток листа, описанный и изображенный Göppert (1855, l. c., fig. 22) из сармата Сосницы в Польше.

Исследованные экземпляры: колл. 500: 61, 74.

В коллекции два отпечатка этого вида, один почти целый (отп. 61), другой без части основания. Листья овальные одинаковых размеров, 2.2 см дл. и 1.8 см шир. Основание слегка сердцевидное, верхушка тупая, край цельный. Главная жилка отчетливая, к верхушке утончающаяся, слегка извилистая. Вторичные жилки вдвое тоньше главной, отходят от нее в основании листа под углом 100—110, в средней его части — 65—80, а у верхушки — 30—40°. Вдоль главной жилки с обеих сторон проходит по ряду крупных 5-угольных ячеек, ограниченных с верхней и нижней сторон основаниями вторичных жилок, отходящих от главной жилки примерно через 0.3 мм, а со стороны, противолежащей главной жилке, угловатым анастомозом, от верхушки которого отходит вторичная жилка, отстоящая от соседней вторичной жилки на 0.1—0.2 мм. Дальше пересечение третичных и вторичных жилок образует ряд из 3—4 крупных продолговатых или почти квадратных ячеек, а в краевой части листа благодаря развитию вставочных жилок наблюдаются мелкие ячейки, число которых в ряду достигает 5 в нижней половине листа. Бугорки образуют в краевой части листа 4 отчетливых тангентальных ряда, приуроченных к мелким ячейкам, 5-й ряд виден не везде, а в остальной части листа местами прослеживаются еще до 10 рядов. Число бугорков в большинстве крупных ячеек 4, но встречаются и 6, а в мелких ячейках у края листа их по 2.

---

[2] Синонимику см.: Шапаренко (1956).

Кроме этих отпечатков, один из авторов статьи (И. А. Ильинская) обнаружила отпечаток такого же крупного листа на обр. 513 колл. 2113 (Ильинская, 1957), который она ошибочно отнесла к *S. natanella* Shap. Образец 513 был распилен при монтировке коллекции 2113, и отпечаток *Salvinia* при этом разрушился.

Среди ископаемых видов рода *Salvinia* несомненное сходство с исследованными отпечатками обнаруживает *S. mildeana* Goepp., описанный из флоры Сосницы. Мы располагали для сравнения фотографиями лектотипа и еще листьев из Сосницы, определенных Göppert и отснятых Ильинской. К сожалению, из двух листьев, изображенных в работе Göppert, сохранился только мелкий лист, который и принят нами за лектотип. Он отличается от исследованных экземпляров вдвое меньшими размерами, отсутствием тангентальных рядов по краю пластинки, более узкими ячейками вдоль главной жилки и наличием четырех бугорков в каждой ячейке. Три остальных листа примерно такого же размера и с таким же жилкованием, как у лектотипа, а один лист близок по ширине и особенностям жилкования к изотипу. Эти листья почти не отличаются от ашутасских. По строению листьев *S. mildeana* не отличается от лектотипа *S. reussii* Ett. (Bužek e. a., 1971, t. I, f. 6), и по листьям не представляется возможным различить эти виды. В случае, если будут найдены генеративные органы *S. mildeana*, этот вопрос уточнится. Пока же мы принимаем для этого вида приоритетное название *S. mildeana*.

Изученные листья, как ашутасские, так и типовые, обнаруживают по отдельным признакам сходство с разными современными видами рода *Salvinia*. По форме листа ископаемые листья наиболее близки к надводным листьям *S. natans*, отличаясь примерно в 3 раза более крупными размерами. По форме основания и верхушки листа они близки к *S. oblongifolia*, который характеризуется длиной листьев, более чем в 2 раза превышающей ширину, а *S. rotundifolia* — почковидной формой листа, его широковыемчатым основанием и превышением ширины по отношению к длине.

По жилкованию наибольшее сходство с исследованными отпечатками обнаруживает *S. oblongifolia*, у которого прослеживаются 3—4 ряда четырехугольных крупных ячеек, тогда как у *S. rotundifolia* все ячейки продолговатые, а у *S. natans* ячейки вдоль главной жилки очень крупные (до $^1/_3$ ширины полупластинки). Вторичные жилки, отходящие от этих ячеек, проходят большей частью до края листа, не соединяясь поперечными третичными жилками, и только некоторые у края соединяются и от середины соединяющей жилки отходит короткая дополнительная жилка.

Бугорки у *S. rotundifolia* чаще по 2 в ячейке, редко 4 или 1 (у края листа), а у *S. oblongifolia* они расположены тетрадами, которых может быть 3—4 в крупных ячейках, а в самых маленьких — по 1 тетраде. У *S. natans* в ячейках вдоль главной жилки бывает 4—5 бугорков, а между вторичными жилками они расположены по 1 в ряд.

Таким образом, исследованные ископаемые листья обнаруживают большее сходство с тропическими американскими видами *S. oblongifolia* и *S. rotundifolia* и в меньшей степени — с нашим обычным *S. natans*. Интересно, что генеративные органы *S. reussii*, имеющего такие же надводные листья, как и *S. mildeana*, проявляют наибольшее сходство с *S. oblongifolia* и заметно отличаются от *S. natans* (Bužek e. a., 1971).

Наземные папоротники, не получившие окончательного определения

Pteris sp.?

(рис. 1, *ж*; 3, *1*)

1956. *Pteris* sp., Криштофович в Криштофович и др., Олигоценовая фл. горы Ашутас, с. 43.

Исследованные экземпляры: колл. 370 : 12.

Сохранился фрагмент пера 6.5 см дл. и 2.5 см шир. В нижней части перо рассечено на $^2/_3$ на сегменты 1.5 см дл. и 0.5 см шир., к верху фрагмента степень рассеченности и величина сегментов значительно уменьшаются, что указывает на принадлежность этого фрагмента верхней половине пера. Сегменты слегка изогнуты к верхушке пера, их верхушка широкая, острая, края сегментов почти параллельные, цельные в нижней половине сегмента, а в верхней половине грубо- и острозубчатые. Главная жилка пера около 0.1 мм толщины. Главные жилки сегментов хорошо видны только местами, на верхушке слегка дуговидно изогнутые и извилистые, их основания соединены едва просматриваемыми под бинокуляром ломаными анастомозами, вдоль главных жилок сегментов, за исключением верхушки, развиты едва заметные петли разной формы и длины. От этих петель отходят видные только местами простые или дихотомирующие вторичные жилки. Размером пера и сегментов и наличием петель вдоль главной жилки пера и сегментов исследованный отпечаток сходен с *Woodwardia endoana*, отличаясь от него формой верхушек сегментов, наличием грубых и редких зубчиков, ломаными и неравными петлями вдоль главных жилок сегментов и заметно другим рисунком вторичных жилок в нерассеченной части пера по сравнению с сегментами, а также примерно в 2 раза меньшим числом вторичных жилок на 1 см края сегмента, которых у него 10—12, а у *Woodwardia endoana* — 20—21.

Исследованный фрагмент обнаруживает несомненное сходство с перьями современного *Pteris propinqua* Ag. (Колумбия, Ю. Воронов 26 VIII 1925), который отличается только более широкими выемками и имеет 12 вторичных жилок на 1 см края.

Плохая сохранность жилкования и отсутствие сорусов не позволяют однозначно отнести исследованный фрагмент к роду *Pteris*.

Палибин отнес его к *Asplenium alaskanum* Hollick, что зафиксировано на этикетке к образцу и в довоенном рукописном списке флоры Ашутаса, однако последний вид отличается отсутствием зубчиков.

Dryopteris sp.?

(рис. 3, *2*, *3*)

1956. *Dryopteris* sp., Палибин и Криштофович в Криштофович и др., Олигоценовая фл. горы Ашутас, с. 44.

Исследованные экземпляры: колл. 2113 : 724.

В коллекции сохранился отпечаток участка около 4.5 см дл. и 3 см шир. дваждыперистого листа. Рахис листа нитевидный, около 0.5 мм толщины. От него отходят 8 перьев (5 с одной стороны и 3 — с другой), от которых сохранились только основания около 1.5 см дл. Ширина пера 1—1.1 см, а длина не может быть определена по сохранившейся части. Перья рассечены до $^4/_5$ на тесно прижатые друг к другу продолговатые сегменты с параллельными краями и тупой верхушкой. Край виден плохо, возможно, он слегка подвернут, на верхушке одного сегмента под бинокуляром заметен маленький зубчик. Главная жилка сегментов очень тонкая, слегка извилистая. Вторичные жилки паутиновидные, редкие, не ветвящиеся, видны только местами.

Большим сходством с этим отпечатком обладают листья современного европейского вида *D. carthusiana* (Vill.) H. P. Fuchs (особенно сборы Klinge 17 VIII 1881), у которых сегменты в средней части листа почти цельнокрайные с еле заметными 1—2 зубчиками на верхушке, а вторичные жилки не ветвящиеся, в числе 3—5 на 1 см.

Плохая сохранность исследованного отпечатка не гарантирует однозначности его определения, несмотря на указанное сходство с современным *D. carthusiana* и ископаемым *D. meyeri* Heer, отмеченное Палибиным и Криштофовичем (Криштофович и др., 1956).

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., *Ильинская И. А.*, *Никитин В. П.* и др. Миоцен Мамонтовой Горы. — Тр. Инст. геол. и геофиз. АН СССР, 1976, вып. 233, с. 2—284. — *Борсук М. О.* Палеогеновая флора Сахалина (конгломератной и нижнедуйской свит). — Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 1956, т. 12, с. 1—132. — *Василевская Н. Д.* Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении. — В кн.: Сб. памяти А. Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 103—176. — *Введенский Л. В.* Материалы к арктотретичной флоре Северо-Западной Сибири. — Тр. Арктич. инст., 1933, т. 12, с. 43—71. — *Ильинская И. А.* Новые данные по олигоценовой флоре горы Ашутас в Казахстане. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 3, с. 396—413. — *Ильинская И. А.* О сменах флор в Зайсанской впадине с конца верхнего мела до конца миоцена. — ДАН СССР, 1962, т. 146, № 6, с. 1408—1414. — *Ильинская И. А.* Тортонская флора Свощовице. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1964, вып. 5, с. 113—144. — *Ильинская И. А.* Новые виды эоценовой флоры из Зайсанской впадины. — Палеонт. журн., 1966, № 2, с. 109—116. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 122 с. — *Колаковский А. А.*, *Шакрыл А. К.* Сарматские флоры Абхазии. — Тр. Сухум. бот. сада, 1976, вып. 22, с. 98—148. — *Корнилова В. С.* Род *Salvinia* в Казахстане. — Материалы по истории фауны и флоры Казахстана, 1963, т. 4, с. 85—94. — *Криштофович А. Н.* К истории растительности бассейна Северной Двины и Закавказья. — Бот. журн.. 1939, т. 24, № 5—6, с. 369—377. — *Криштофович А. Н.* Меловая флора бассейна р. Анадыря. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1958а, вып. 3, с. 9—70. — *Криштофович А. Н.* Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1958б, вып. 3, с. 73—121. — *Криштофович А. Н.*, *Дорофеев П. И.* Ископаемые растения р. Ваенги, притока Севервой Двины. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 1, 1953, вып. 10, с. 270—289. — *Криштофович А. Н.*, *Палибин И. В.*, *Шапаренко К. К.* и др. Олигоценовая флора горы Ашутас в Казахстане. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1956, вып. 1, с. 5—180. — *Нейбург М. Ф.* О материалах Ашутасской экспедиции Геологического музея АН. — ДАН СССР, 1928а, с. 445—448. — *Нейбург М. Ф.* Ископаемая растительность Зайсанской котловины. — Природа, 1928б, № 11, с. 1006—1007. — *Тахтаджян А. Л.* Неогеновая флора Годердзского перевала. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1963, вып. 4, с. 189—204. — *Фаталиев Р. А.* Сарматские папоротники из междуречья Куры и Иори. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 9, с. 1315—1320. — *Фаталиев Р. А.* Морфологическая характеристика третичных папоротников *Pteris parschlugiana* Unger emend. и *Osmunda heeri* Gaudin emend. Деп. в ВИНИТИ, № 6766-73. Деп. от 3 VII 1973. — *Федотов В. В.* Новые виды аспидиевых и полиподиевых папоротников Зее-Буреинской депрессии. — Палеонт. журн., 1970, № 4, с. 92—99. — *Челебаева А. И.* Вопросы стратиграфии континентального кайнозоя Камчатки. Л.: Наука, 1971. 114 с. — *Челебаева А. И.* Миоценовые флоры Восточной Камчатки (флоры стратотипа корфовской серии). М.: Наука, 1978. 156 с. — *Шапаренко К. К.* История сальвиний. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, Палеоботаника, 1956, вып. 2, с. 5—43. — *Bužek C.*, *Konzalová M.*, *Kvaček L.* The genus *Salvinia* from the Tertiary of the North-Bohemian Basin. — Sbornik Geol. věd. Paleontol., 1971, vol. 13, p. 179—222. — *Endo S.* The flora from the Eocene Woodwardia formation, Ishikari coal field, Hokkaido, Japan. — Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1968, vol. 11, N 4, p. 411—449. — *Ettingshausen C.* Die Farnkräuter der Jetztwelt. Wien: C. Gerold's Sohn, 1865. 298 S. — *Gardner J. St.*, *Ettingshausen C.* A monograph of the British Eocene flora. I. *Filicales*. London, 1882. 86 p. — *Göppert H. R.* Tertiäre Flora von Schossnitz. Görlitz, 1855. 52 S. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae, Bd 3. Winterthur, 1859. 378 S. — *Ôishi S.*, *Huzioka K.* Studies on the Cenozoic plants of Hokkaido and Karahuto. I. Ferns from the *Woodwardia sandstone* of Hokkaido. — J. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Sapporo, ser. 4, 1941, vol. 6, N 2, p. 177—192.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 10 VIII 1983.

SUMMARY

As a result of the investigation of the fern remains that come from both new and some other earlier treated collections, the list of ferns belonging to the classical Turghai flora of the Ashutas Mountain (North-East Kazakhstan) was revised. *Osmunda heeri*, *Onoclea sensibilis*, *Woodwardia endoana*, *Salvinia mildeana* as well as *Pteris* sp. and *Dryopteris* sp. are described in detail and depicted. Determination of the last two genera is considered tentative for the reason of their poor preservation. *Lygodium* and *Antrophyopteris* as well as *Salvinia natanella* were excluded from the list of the Ashutas flora. *Osmunda*, *Woodwardia* and *Salvinia* were inherited by the Ashutas flora from a subtropical flora existed in Zaisan depression during Eocene. *Onoclea sensibilis* is probably a derivative of the Greenland warm-temperate flora of higher latitudes.

УДК 582.948.2 : 56 (118.1)(571.66)

А. И. Челебаева

РОД *CORDIA* (*BORAGINACEAE*) В ПАЛЕОГЕНЕ КАМЧАТКИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

A. I. CHELEBAJEVA. THE GENUS *CORDIA* (*BORAGINACEAE*) FROM THE PALAEOGENE OF KAMCHATKA AND ADJACENT TERRITORIES

Впервые на Камчатке обнаружены ископаемые листья рода *Cordia*. Они принадлежат двум новым видам. Морфологическое сходство палеогенового *C. kamtschatica* с видами формального рода *Grewiopsis* позволяет отнести некоторые из последних к роду *Cordia*. Пересматриваются объемы этих видов и приводятся дополненные диагнозы. Показана необходимость ревизии всех гревиопсисоподобных листьев из позднемеловых и кайнозойских отложений Евразии и Северной Америки.

В настоящее время род *Cordia* насчитывает более 250 видов, распространенных в субтропических и тропических областях Азии, Африки и Америки, где сосредоточена бóльшая часть видов. Это крупные и небольшие деревья и кустарники, входящие в состав растительных сообществ склонов, долин и морских побережий. Ископаемые остатки кордий в виде отпечатков листьев известны с эоцена. Всего описано 7 видов, из которых 5 — с территории Северной Америки: *Cordia eocenica* Berry и *C. lowii* Berry из эоценовой флоры Вилкокс (Berry, 1916); *C. rotundata* Ch. et Sanb., *C. oregona* Ch. et Sanb. — из позднеэоценовой-раннеолигоценовой флоры Гошен в Орегоне (Chaney, Sanborn, 1933); *C. prealba* MacGinitie — из позднемиоценовой флоры Килгор (MacGinitie, 1962). Два вида описаны из палеогена Японии: *C. nagatoensis* Huz. et Tak. (Huzioka, Takahasi, 1970) и *C. japonica* Tanai (Tanai, 1970); этот вид найден и в миоцене Южного Приморья (Аблаев, 1978).

В процессе обработки новых коллекций из палеогеновых разрезов Камчатки, собранных автором и геологами А. Е. Шанцером и М. Н. Шапиро, удалось установить два вида кордии: *C. kamtschatica* Cheleb. sp. nov. и *C. ochotensis* Cheleb. sp. nov., описание которых дается в настоящей статье. *C. kamtschatica* представляет особый интерес ввиду сходства с широко распространенными в евразиатских и североамериканских ископаемых флорах видами, относимыми до сих пор к формальному роду *Grewiopsis*, в частности с *G. platanifolia* Ward, *G. populifolia* Ward, *G. viburnifolia* Ward из эоцена Монтаны (Ward, 1887); с *G. congerminalis* Hollick, *G. defectiva* Hollick, *G. frustratoria* Hollick, *G. grandicula* Hollick из кайнозоя Аляски (Hollick, 1936), а также с *G. amurensis* Krysht. et Baik. из позднего мела Цагаяна (Криштофович, Байковская, 1966). Сходство обнаруживается в характере зубчатости края, в особенностях жилкования и формы листовой пластинки. Почти все опубликованные изображения этих видов имеют близкие формы среди отпечатков *Cordia kamtschatica*, которому свойственна большая морфологическая изменчивость. Как и *C. kamtschatica*, они обладают характерными для многих современных видов рода *Cordia* признаками: небольшая асимметрия пластинки или ее основания, чаще коротко нисбегающего на черешок; более или менее равномерно и отчетливо выемчато-зубчатый край с простыми острыми или тупыми зубцами и округлыми синусами, иногда волнистый; немногочисленные вторичные жилки; отхождение нижней пары жилок преимущественно выше основания листа, часто со смещением; ответвления в край от этих жилок, отходящие почти по всей их длине; присутствие инфрабазальных жилок; смешанный характер окончания жилок — краспедодромный, частично брахидодромный. Общность наблюдается, по-видимому, и в отношении значительной вариабельности листьев, которая у рода *Grewiopsis* маскируется множественностью видов. Такое сходство позволяет считать возможным относить перечисленные виды к роду *Cordia*.

Однако свойственная *Cordia* изменчивость морфологии листовой пластинки делает необходимым пересмотр объема этих видов, особенно происходящих из стратиграфически близких местонахождений. Так, все виды *Grewiopsis* из эоцена Монтаны (Ward, 1887) следует, очевидно, объединить в один вид *Cordia platanifolia* (Ward) Cheleb. comb. nov., поскольку различия их не выходят за рамки внутривидовой изменчивости у *Cordia*. *Grewiopsis*, описанные с Аляски, за исключением части отпечатков *G. alaskana* Hollick, также принадлежат одному виду, очень близкому к *Cordia kamtschatica*. Следует отметить, что самостоятельность названных североамериканских видов *Grewiopsis* вызывала сомнения и у их авторов. L. Ward допускал, что *G. viburnifolia* может принадлежать *G. populifolia*, а A. Hollick отмечал большое сходство *G. frustratoria*, *G. defectiva* и *G. congerminalis* с отдельными изображениями *G. populifolia*, а также с *G. viburnifolia*. А. Н. Криштофович и Т. Н. Байковская (1966), анализируя аляскинские виды, пришли к выводу, что различия между ними (исключая *G. alaskana*) настолько незначительны, что все они должны быть объединены в один — *G. frustratoria*. Нет сомнений, что к роду *Cordia* принадлежат *Grewiopsis amurensis* из позднего мела Цагаяна, *G. alaskana* с Аляски, а возможно, и некоторые отпечатки, отнесенные Hollick (1936) к роду *Pterospermites*. Последнее предположение нуждается в изучении типового материала.

Специальные исследования необходимы для выяснения возможной принадлежности к роду *Cordia* типа рода *Grewiopsis* — *G. credneriaeformis* Saporta из палеоцена Франции (Saporta, 1868, p. 404, pl. XIII, fig. 7). Исключать такую возможность нельзя, поскольку именно на основании сходства с ним описывали североамериканские и азиатские виды *Grewiopsis*. В числе признаков, сближающих его с *Cordia*, можно назвать немногочисленность вторичных жилок (6—8?), отхождение базальной пары выше основания, наличие инфрабазальных жилок, смешанный тип окончания жилок, форму зубцов края. В дальнейшем целесообразна, вероятно, ревизия не только рода *Grewiopsis*, но и гревиопсисоподобных видов *Alnus*, *Platanus*, *Viburnum*, *Pterospermites* и некоторых других. Относившиеся к *Grewiopsis* листья с лопастным или лопастно-зубчатым краем принадлежат каким-то другим родам, поскольку у рода *Cordia* этот признак не развит.

Изложенные данные позволяют уже сейчас предполагать широкое распространение рода *Cordia* в позднем мелу и в палеогене Восточной Азии и Северной Америки. На Камчатке остатки рода *Cordia* найдены в палеоценовых и эоценовых отложениях хулгунской и напанской свит Тигильского района, в эоценовых отложениях камчикской, тканраваямской, кинкильской и иргирнинской свит Пенжинской губы и Срединного хребта.

Ниже приводятся дополненные диагнозы известных видов и описание новых видов *Cordia*.

Cordia platanifolia (Ward) Cheleb. comb. nov.

1887. *Grewiopsis platanifolia* Ward, p. 89, pl. XL, fig. 1.
1887. *G. viburnifolia* Ward, p. 89, pl. XL, fig. 2.
1887. *G. populifolia* Ward, p. 90, pl. XL, fig. 3—5.

Лектотип: отпечаток листа из эоцена Монтаны, р. Севен Майл Крик, слои со *Sparganium* Ward, 1887, p. 89, pl. XL, fig. 1.

Диагноз. Листья средних размеров и мелкие, широконийцевидные, округло-ромбические или овальные, неравномерно выемчато-зубчатые, с острыми или округленными зубцами, с 6—7 парами вторичных жилок, с высоко поднимающимися (выше середины листа) жилками базальной пары, отходящими выше основания, часто не из одной точки. Вторичные жилки преимущественно краспедодромные, отдельные из них и ответвления могут соединяться петлевидно.

Cordia congerminalis (Hollick) Cheleb. comb. nov.

1936. *Grewiopsis congerminalis* Hollick, p. 148, pl. 85, fig. 5, 6.
1936. *G. defectiva* Hollick. p. 148, pl. 86, fig. 2a.
1936. *G. frustratoria* Hollick, p. 148. pl. 86, fig. 1.
1936. *G. grandicula* Hollick, p. 147, pl. 87, fig. 1.
1936. *G. alaskana* Hollick, p. 149, p.p., pl. 85, fig. 1.

Лектотип: отпечаток листа из палеогена р. Севенти Майл Крик, территория Верхний Юкон, Hollick, 1936, p. 148, pl. 85, fig. 5.

Диагноз. Листья крупные и средних размеров, длинночерешковые, овальные, широкоэллиптические, яйцевидно-овальные, с округлым или округло-клиновидным основанием, неравномерно крупновыемчато-зубчатые. Вторичных жилок 5—7 пар. Они заканчиваются преимущественно краспедодромно в зубцах края. Ответвления от вторичных краспедодромные, реже соединяются петлевидно. Жилки базальной пары отходят выше основания листа или почти из основания, не поднимаются выше середины листа. Инфрабазальные жилки чаще отчетливые.

Замечания. Из имеющихся в работе Hollick изображений за тип вида принят наиболее полный отпечаток, на котором достаточно отчетливо видны особенности края и жилкования. Тип *G. frustratorius* имеет намного худшую сохранность, в связи с чем пришлось отказаться от этого более распространенного видового названия.

Отпечаток *G. alaskana* на табл. 85, fig. 1 (Hollick, l. c.) обладает характерными для *Cordia* признаками и не имеет существенных отличий от *C. congerminalis.* Листья аналогичной формы и размеров нередки у камчатского вида, описанного ниже. В связи с этим представляется реальной его принадлежность к кругу форм *C. congerminalis.* У остальных отпечатков *Grewiopsis alaskana* (Hollick, l. c., pl. 85, fig. 2—4) почти все вторичные жилки и их ответвления замыкаются петлевидно. Не исключено, что это самостоятельный вид рода *Cordia*, однако неполнота отпечатков и нечеткость изображений не позволяют видеть особенностей морфологии пластинки и судить о принадлежности этих листьев к *Cordia* вообще.

Cordia amurensis (Krysht. et Baik.) Cheleb. comb. nov.

1966. *Grewiopsis amurensis*. Криштофович и Байковская, с. 304, рис. 17.
1956. *G. amurensis*, Байковская, табл. XXVII, фиг. 3.
1966. *G. orientalis* auct. non Kryshtofovich: Криштофович и Байковская, с. 305, табл. XIV, фиг. 1; табл. XIX, фиг. 3; табл. XX, фиг. 5.
1966. *Grewiopsis* sp., Криштофович и Байковская, табл. XVIII, фиг. 3.
1976. *«Platanus» raynoldsii*, Красилов, с. 64, частично: табл. XXVI, фиг. 1; табл. XXVII, фиг. 1; табл. XXXI, фиг. 2, 3.

Голотип: отпечаток листа из позднего мела (маастрихт) Цагаяна (Криштофович и Байковская, 1966, с. 304, рис. 17).

Диагноз: Листья крупные, широкояйцевидные и овальные, преимущественно с округлым и слабовыемчатым основанием, неравномерно выемчато-зубчатые, с 8—9 парами краспедодромных вторичных жилок. Жилки базальной пары отходят довольно близко от основания листа и не поднимаются выше середины пластинки. Ответвления от вторичных жилок заканчиваются в основном краспедодромно. Инфрабазальные жилки развиты слабо или отсутствуют.

Замечания. На изображении *Grewiopsis orientalis* Krysht. из флоры хр. Рарыткин (Криштофович, 1958, табл. XII, фиг. 4) справа просматривается двоякозубчатый край с шлемовидными зубцами и острыми синусами, не свойственными роду *Cordia*. Но все отпечатки из Цагаяна, отнесенные к *Grewiopsis orientalis*, обладают зубчатостью, типичной для *Cordia*: простые острые или притупленные зубцы и округлые синусы между ними. Их принадлежность к *C. amurensis* весьма вероятна, если учесть вариабельность формы листовой пластинки у *Cordia*.

Из числа отпечатков, приведенных В. А. Красиловым (1976) во флоре Цагаяна под названием *«Platanus» raynoldsii* Newb. emend. Brown, четыре имеют несомненные признаки *Cordia* и вполне укладываются в рамки *C. amurensis*. Вероятно, именно для них Красилов отметил сходство с *Grewiopsis platanifolia*. Лопастные листья (Красилов, 1976, табл. XXVIII, фиг. 1 и табл. XXIX, фиг. 1) не имеют отношения к *Cordia*. Отпечатки на табл. XXIX, фиг. 1—10 отличаются от *C. amurensis* формой пластинки и зубцов, острыми синусами между ними, а также деталями жилкования. Скорее всего они вообще не относятся к *Cordia*, хотя качество изображений не позволяет решить это определенно.

Cordia kamtschatica Cheleb. sp. nov.

(рис. 1; 2; 3 — см. вклейку; 4, *5*)

Голотип: Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР (ИВ), экз. 8206 : 9А, отпечаток листа, побережье Пенжинской губы в 2 км северо-восточнее устья ручья Иргирниваям, иргирнинская свита, верхний эоцен, рис. 1, *1*; 3, *1*, *2*.

Диагноз. Листья крупные и средних размеров, овальные, яйцевидные и обратнояйцевидные, почти круглые, часто асимметричные, по краю неравномерно выемчато-зубчатые, выемчато-городчатые или волнистые, реже цельнокрайные, с 5—7 (редко 8) парами краспедодромных вторичных жилок. Жилки базальной пары отходят выше основания листа, реже — почти из основания, поднимаются иногда до середины пластинки, у обратнояйцевидных форм — выше середины. Ответвления от вторичных жилок в большинстве краспедодромны. Инфрабазальные жилки до двух пар, иногда не развиты вообще.

Описание. В коллекции 25 полных и незначительно поврежденных отпечатков: 10 собраны из шаманкинской свиты (коллекция № 8119) и 15 — из иргирнинской (коллекция № 8206). Кроме того, имеется множество фрагментарных отпечатков. В первом случае материал отобран из пачки песчаников мощностью около 1 м, во втором — из 30-сантиметрового прослоя аргиллитов. Узость интервала позволяет связывать разнообразие форм в обоих случаях с проявлением внутривидовой изменчивости. В обоих коллекциях представлен аналогичный круг форм. Преобладают листья длиной 11—12, шириной 8—7 см, хотя длина многих достигает 14 см при ширине 10. В иргирнинской свите найден наиболее крупный экземпляр — длиной около 19, шириной 12.5 см. Самые мелкие листья имеют размер 7.3×3.8 и 6.0×4.5 см. Форма листовой пластинки весьма изменчива, что показано на рис. 1 и 2. Пластинка может быть асимметрична целиком или только в основании. Она почти всегда более или менее заметно нисбегает на черешок, что выражено даже у форм с округлым и сердцевидным основанием (рис. 1, *3*; 2, *1*—*3*). Черешок мощный, длиной 2—4 см, в большинстве случаев отогнут и утоплен в породе. Верхушка листа острая, туповатая или с коротко оттянутым кончиком. Основание ширококлиновидное или округлое, реже сердцевидное (рис. 1, *3*; 2, *1*, *5*; 4, *5*). Край листа каллозно утолщенный. Зубчатость развита почти от основания листа или от нижней трети, а у некоторых экземпляров зубцы сглажены и край неравномерно-волнистый. Встречаются почти цельнокрайные листья или с единичными зубцами в верхней части пластинки (рис. 1, *3*; 2, *5*). Зубцы острые или тупые, синусы между ними округлые. Нередко зубцы заканчиваются коротким насаженным острием или щетинкой, представляющей окончание вторичной жилки. Размер зубцов значительно варьирует и на одной пластинке, и у разных экземпляров. Главная жилка сильная, продольно ребристая, истончающаяся в верхней части. Жилки базальной пары кососупротивные, реже супротивные, по толщине не отличаются от ближайших вторичных. Инфрабазальные жилки у листьев с низкоотходящими базальными не развиты или имеются с одной стороны (рис. 2, *3*). Вторичные жилки прямые или слабоизогнутые, иногда дуговидные, окончания их могут быть отогнуты книзу. Чаще они субпараллельны, но могут слегка расходиться к краю. От главной отходят под углом около 45, нижние до 50 или 60°, со смещением или супротивно. Вблизи края вторичные жилки быстро истончаются. Изредка наблюдается камптодромия одной из жилок (рис. 2, *3*). Ответвления от вторичных жилок, как правило, заканчиваются краспедодромно, но одно или несколько из них могут проявлять камптодромию, особенно на участках цельного края. От базальных жилок по всей их длине, иногда от основания, отходят 4—7 ответвлений, от остальных — 1—3 или они отсутствуют. У некоторых экземпляров эти веточки дивергируют. Третичные жилки более или менее перпендикулярны боковым, реже наклонны, слегка или сильно изогнутые, реже прямые, часто вильчатые, простые или анастомозирующие. Жилки 4—5 порядков чаще перпендикулярны им, не всегда различимы. У одних отпечатков третичные жилки резкие, у других неотчетливые, из чего можно предположить, что жилки выступали с одной стороны листьев.

Сравнение. *C. kamtschatica* имеет много общего с *C. congerminalis* и *C. japonica*, но в целом он отличается от обоих этих видов наличием обратнояйцевидных листьев, а также несколько большим числом вторичных жилок. Сходство наблюдается также с позднемиоценовым *C. prealba* (MacGinitie, 1962, pl. 10, fig. 2), от которого новый вид отличается бо́льшими размерами и бо́льшим числом вторичных жилок.

Общие признаки, о которых говорилось в начале статьи, *C. kamtschatica* имеет с такими современными видами, как *C. alba* Roem. et. Schult. (=*C. dentata* Nabl.) (Центральная Америка), *C. grandis* Roxb. (Юго-Восточная Азия), *C. macrophylla* Mish. (Южная Америка), *C. abissinica* B. Br. (Африка), *C. myxa* L. (Азия, Африка). Больше аналогий в форме листовой пластинки и в характере края наблюдается с *C. alba* и *C. grandis*, хотя листья *C. alba* в массе более мелкие. *C. kamtschatica* отличается от обоих этих видов несколько большим числом вторичных жилок и меньшим углом отхождения их от главной жилки. Место отхождения базальных жилок не бывает у него так значительно удалено от основания листа, как у *C. alba* и *C. grandis*. От *C. macrophylla*, имеющего листья до 20—25 см длиной и 12—15 см шириной, с 8—13 вторичными жилками, *C. kamtschatica* отличается преимущественно зубчатым краем, меньшим числом вторичных жилок и преобладанием краспедодромии в жилковании. *C. dichotoma* Forst., с которым Tanai параллелизует ископаемый *C. japonica*, в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР представлен ограниченно; с этим материалом *C. kamtschatica* имеет значительно меньше сходства.

Материал: экз. 8206: 1А, 2А, 3А, 3Б, 4, 5, 8Б, 9А, 11, 12, 13А, 13Г, 14А и др. — иргирнинская свита, верхний эоцен, морское побережье в 2 км северо-восточнее устья ручья Иргирниваям в Пенжинской губе; колл. 8119: 1, 8, 11—16, 18, 19, 21 и др. — стратотип шаманкинской свиты, верхний эоцен, правый борт вершины левого истока р. Шаманки в Срединном хребте; колл. 8130; 1, 2 и др. — камчикская свита, нижний эоцен, южный берег п-ова Гротов и бухта Тануингинан в Пенжинской губе.

Распространение. Нижний, средний и верхний эоцен Камчатки.

Cordia ochotensis Cheleb. sp. nov.

(рис. 4, *1—4*; 5; 6 — см. вклейку)

Голотип. ИВ. экз. 8101 : 46, отпечаток листа, побережье п-ова Тобизина в 2 км западнее устья р. Подкагерной, Западная Камчатка, иргирнинская свита, верхний эоцен; рис. 4, *1*; 6, *1*.

Диагноз. Листья крупные и средних размеров, яйцевидные и широкояйцевидные, с притупленной верхушкой и округлым цельнокрайным основанием, с мощным черешком длиной до $^1/_2$ длины листовой пластинки, по краю выемчато-зубчатые, с простыми острыми или притупленными вверху зубцами, иногда край волнистый; с 5—7 парами краспедодромных вторичных жилок, дающих дуговидные ответвления, камптодромно заканчивающиеся у края. Вторичные жилки нижней пары отходят выше основания пластинки или слегка отклонены книзу. Инфрабазальные жилки чаще почти параллельны основанию пластинки, камптодромные.

Описание. В коллекции 10 полных и в разной степени поврежденных отпечатков. Размеры листьев достигают 14×10 см и более. Обычно листья слегка асимметричны. Листовая пластинка коротко нисбегает на черешок, что особенно отчетливо выражено у листьев с круглым и срезанным основанием (рис. 4, *1*, *3*; 5, *1*). Край каллозно утолщенный. Зубцы края несколько наклонены к вер-

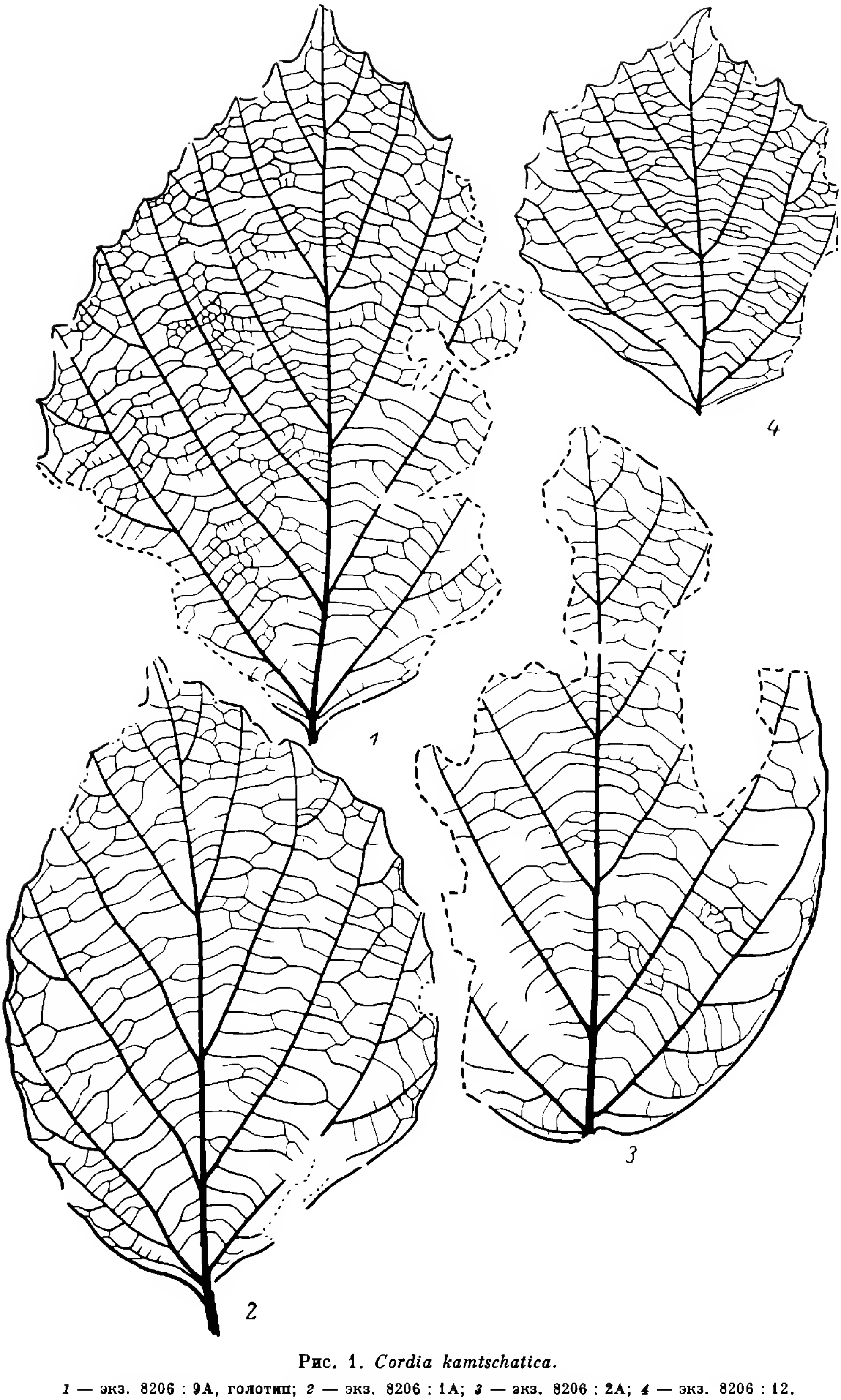


Рис. 1. *Cordia kamtschatica.*

1 — экз. 8206 : 9А, голотип; *2* — экз. 8206 : 1А; *3* — экз. 8206 : 2А; *4* — экз. 8206 : 12.

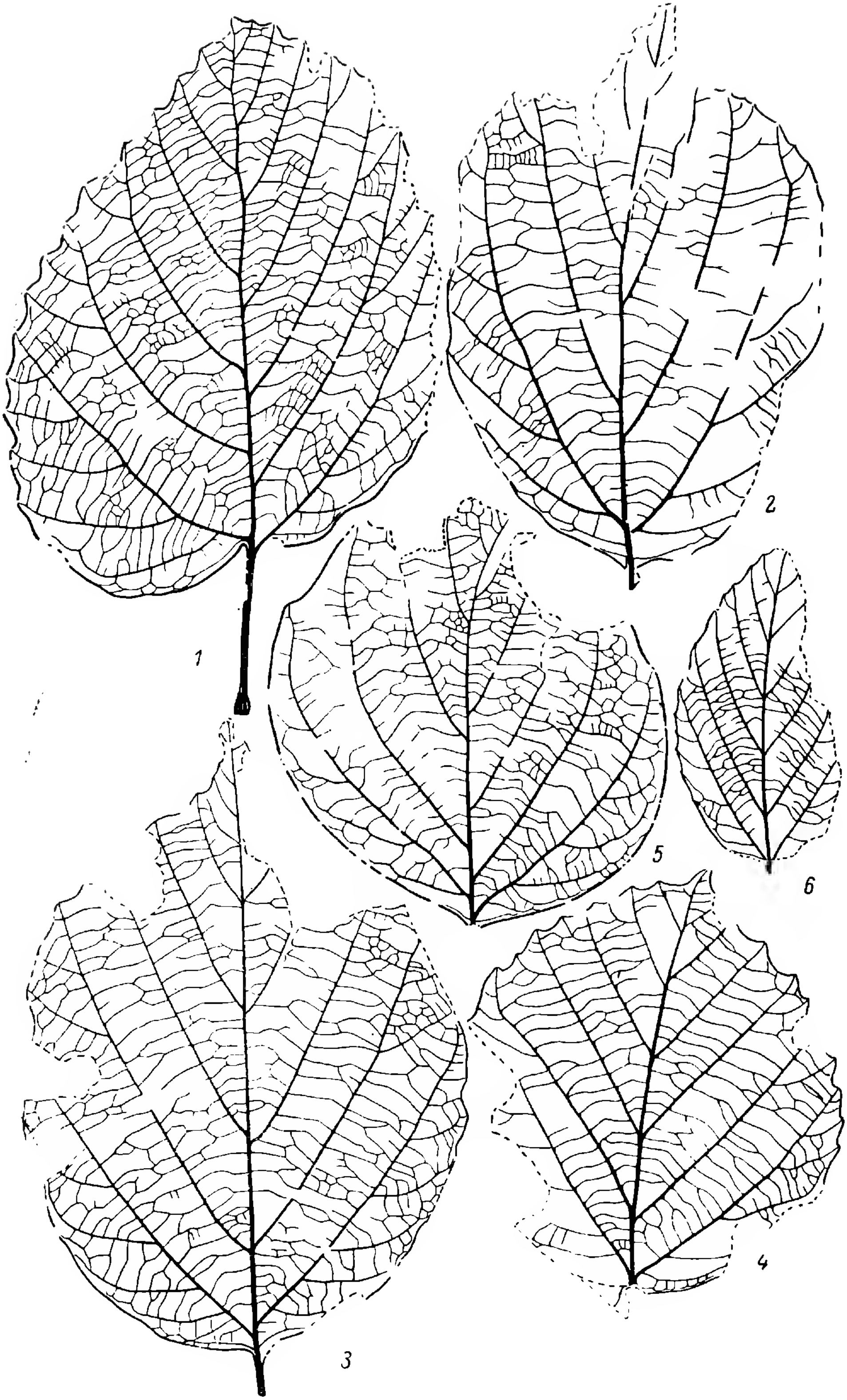


Рис. 2. *Cordia kamtschatica*, ×0.6.

1 — экз. 8206 : 8Б, *2* — экз. 8119 : 3, *3* — экз. 8119 : 1, *4* — экз. 8119 : 2, *5* — экз. 8206 : 3Б, *6* — экз. 8206 : 12.

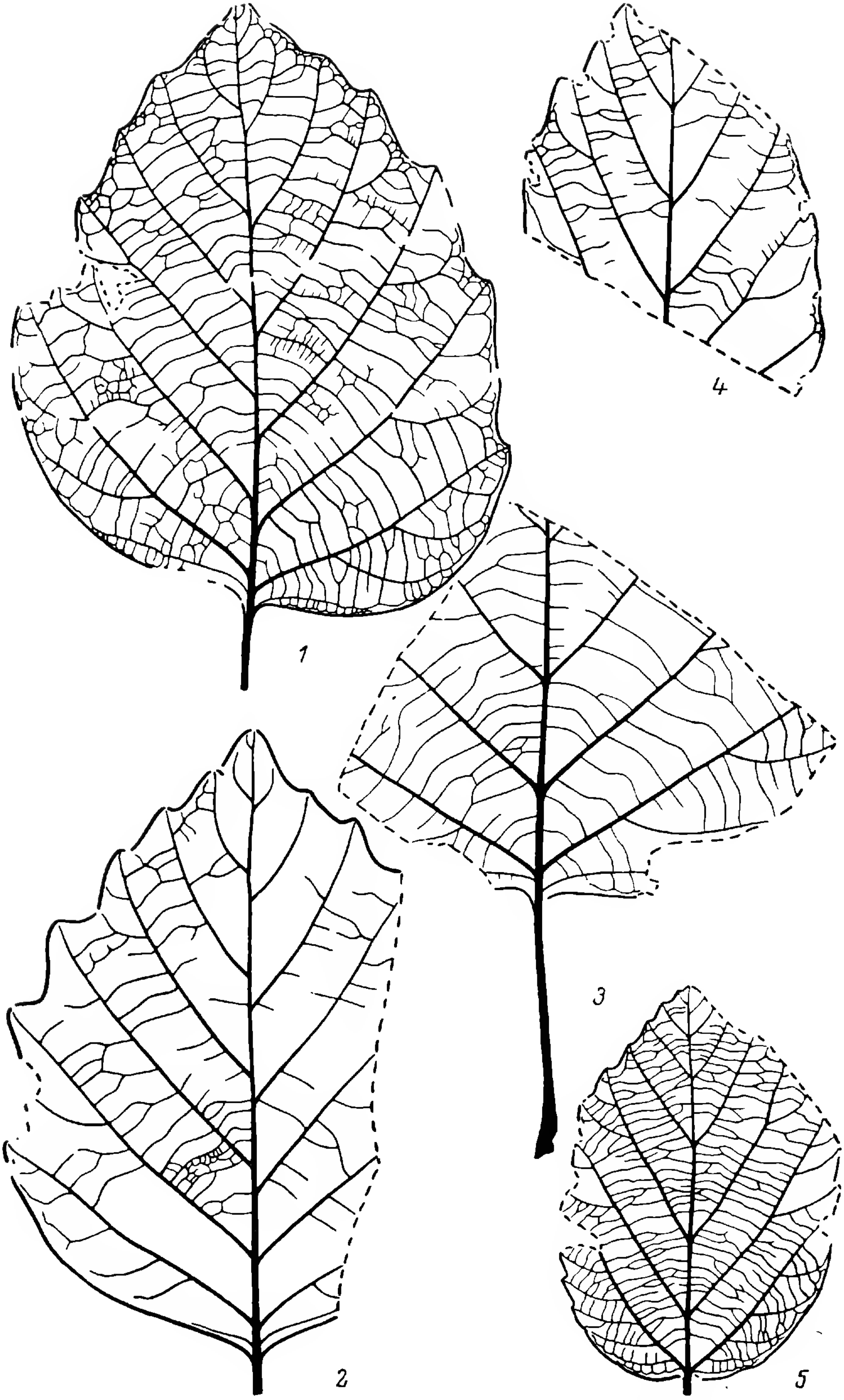


Рис. 4. *Cordia ochotensis* (*1—4*) и *C. kamtschatica* (*5*).

1 — экз. 8101 : 46, голотип; *2* — экз. 8101 : 89; *3* — экз. 8101 : 95; *4* — экз. 8101 : 116; *5* — экз. 8119 : 11.

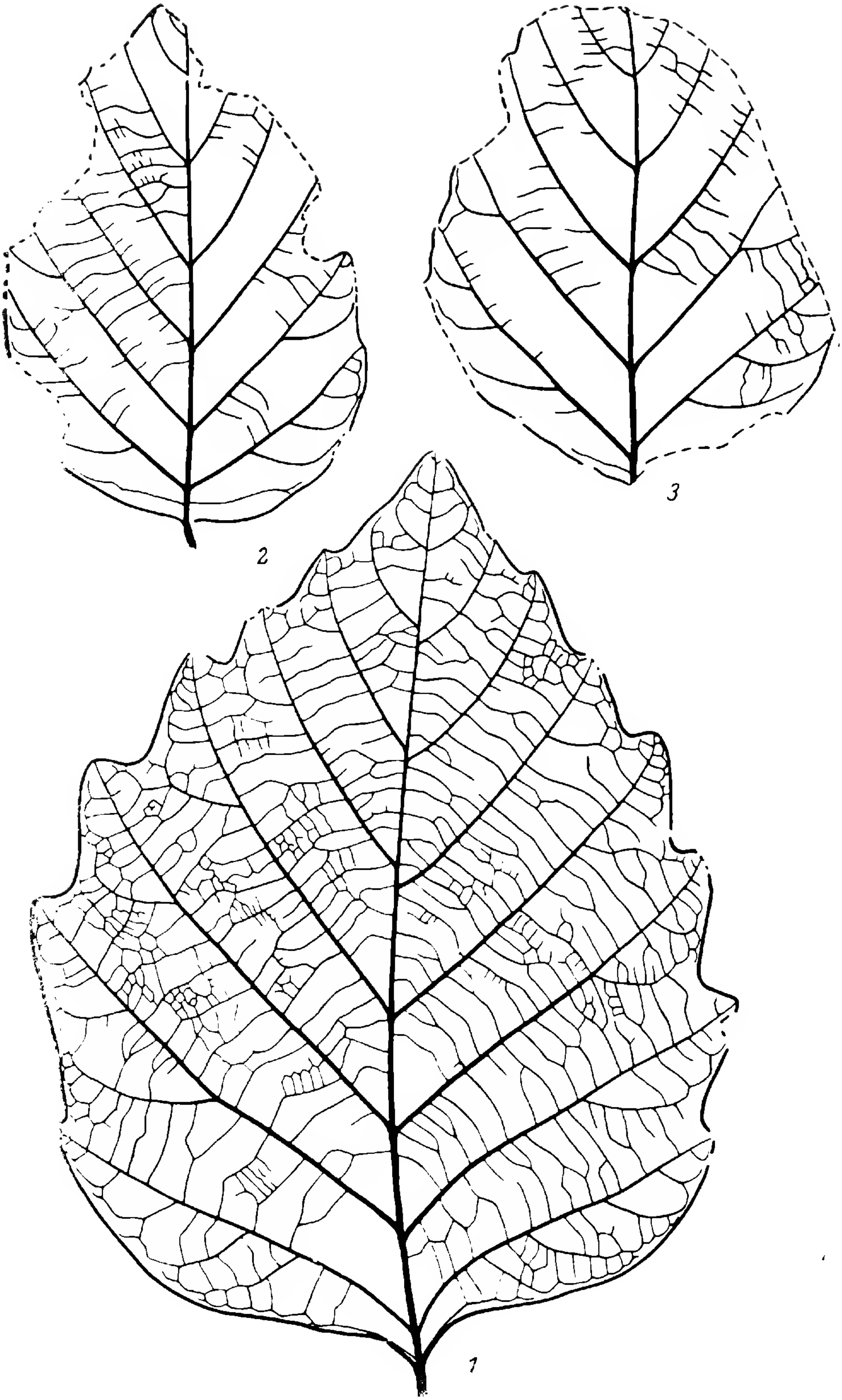


Рис. 5. *Cordia ochotensis*.

1 — экз. 8101 : 90, *2* — экз. 8101 : 15Д, *3* — экз. 8101 : 68.

хушке, высокие или прижатые, а иногда сглаженные, округлые или туповатые. У экз. 8101: 46 (рис. 4, *1*) некоторые зубцы имеют на верхушке короткий шипик, возможно, подогнутый у других. Синусы между зубцами всегда округлые, широкие. Главная жилка сильная, истончающаяся в верхней четверти, вторичные жилки в нижней части листа более или менее прямые, в верхней — слабодуговидные. Жилки верхней пары или одна из них могут заканчиваться камптодромно, соединяясь с верхушечными жилками (рис. 4, *1*; 5, *1*). У листьев с волнистым краем камптодромными могут быть и некоторые жилки нижних пар (рис. 4, *4*). В верхушке листьев развиты от 1 до 3 пар тонких коротких камптодромных боковых жилок. Жилки нижней пары отходят супротивно или со смещением, обычно не достигают и нижней трети пластинки, отличаются от жилок последующих пар лишь более многочисленными и ниже начинающимися ответвлениями в край. Число таких ответвлений у нижних жилок 4—5, у последующих — 3—1. Инфрабазальные жилки отчетливы у одних отпечатков (рис. 4, *1—3*; 5, *2*) и менее выражены у других (рис. 5, *1*). Третичные жилки слегка изогнутые, более или менее перпендикулярны вторичным, простые или вильчатые, анастомозирующие. Жилки четвертого порядка перпендикулярны им. Эти жилки и более тонкие не у всех отпечатков хорошо различимы, что может быть следствием опушенности одной стороны листовой пластинки или неодинаковой рельефности жилок на разных поверхностях листа.

Сравнение. Среди ископаемых форм не найдено близких. Некоторые экземпляры имеют сходство с отдельными формами вышеописанной *C. kamtschatica*, отличаясь стойкой камптодромией ответвлений от вторичных жилок. По форме пластинки и жилкованию *C. ochotensis* ближе всего к современной *C. myxa*, обитающей в Африке, Юго-Восточной Азии и в Гималаях, особенно к гималайским и восточно-азиатским растениям. Отличается он более сильно развитой зубчатостью края, большим углом отхождения вторичных жилок и отсутствием форм с высокоподнимающимися базальными жилками.

Замечания. В рассмотренном материале отпечатки с крупнозубчатым краем напоминают листья некоторых видов *Quercus* и *Hamamelis*. Однако для дубов не характерна яйцевидная, тем более широкояйцевидная форма листьев. Вторичные жилки *Quercus* не имеют хоть сколько-нибудь регулярных ответвлений в край, которые характерны для исследованных отпечатков. Очертания листьев *Hamamelis* достаточно однообразны, в основном это различные варианты ромбической формы: овально-ромбические, округло-ромбические и т. д. Яйцевидная форма не характерна и для этого рода. Наблюдаемое у иргирнинских отпечатков нисбегание листовой пластинки на черешок также не встречается у *Hamamelis*. Нижние вторичные жилки у листьев этого рода отходят из основания, а иногда и несколько ниже. Обычно эти жилки проходят более близко к краю, чем у исследованных отпечатков. Зубчатость у *Hamamelis* начинается, как правило, ниже, иногда почти из основания. Вместе с тем иргирнинские отпечатки не имеют каких-либо признаков, не встречаемых у рода *Cordia*. В числе общих признаков можно назвать форму листовой пластинки, нисбегание основания на черешок, характер края, форму зубцов, отхождение вторичных жилок выше основания, присутствие инфрабазальных жилок, смешанный тип окончания вторичных жилок и их ответвлений (камптодромия отдельных жилок наряду с краснедодромией большинства). Многие виды рода *Cordia* имеют длинные мощные черешки, небольшое число вторичных жилок. Все это дает основание считать принадлежность исследованных отпечатков к роду *Cordia* наиболее вероятной.

Материал: колл. 8101: 15Д, 68, 46, 89, 95, 116 и др. — стратотип иргирнинской свиты на побережье п-ова Тобизина в 2 км западнее устья р. Подкагерной.

Распространение. Верхний эоцен Камчатки.

Автор приносит искреннюю благодарность И. А. Ильинской, взявшей на себя труд ознакомиться с изложенным материалом и сделавшей ряд существенных замечаний, учтенных в окончательном варианте статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. Геология и история флор побережий Японского моря. М.: Наука, 1978. 192 с. — *Байковская Т. Н.* Верхнемеловые флоры Северной Азии. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 1956, вып. 1, с. 47—181. — *Красилов В. А.* Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 94 с. — *Криштофович А. Н.* Ископаемая флора Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин. — Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 8, 1958, вып. 3, с. 73—123. — *Криштофович А. Н.*, *Байковская Т. Н.* Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. — В кн.: Криштофович А. Н. Избр. труды, 1966, т. 3, с. 184—320. — *Berry E. W.* The Lower Eocene floras of south-eastern North America. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 1916, N 91, p. 3—481. — *Brown R. W.* Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 1962, N 375, p. 1—119. — *Chaney R. W.*, *Sanborn E. I.* The Goshen flora of west-central Oregon. — Carnegie Inst. Wash. 1933, Publ. 439, p. 1—103. — *Hollick A.* The tertiary flora of Alaska. — U. S. Geol. Surv. Prof. Paper, 1936, N 182, p. 3—185. — *Huzioka K.*, *Takahasi E.* The eocene flora of the Ube coalfield, southern Honshu, Japan. — J. Mining College of Akita Univ., 1970, ser. A, vol. 4, N 5, p. 1—88. — *MacGinitie H. D.* The Kilgore flora. A late miocene flora from northern Nebraska. — Univ. of California Publ. in Geological Sci., 1962, vol. 35, N 2, p. 67—158. — *Saporta G.* Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne. — Mém. Soc. Geol. France, sér. 3, 1868, t. VIII, p. 289—436. — *Tanai T.* The oligocene floras from the Kushiro coal field, Hokkaido, Japan. — J. Fac. Sci. Hokk. Univ., ser. 4, 1970, vol. 14, N 4, p. 383—514. — *Ward L. F.* Types of the Laramie flora. — U. S. Geol. Surv. Bul., 1887, N 37, p. 9—116.

Институт вулканологии ДВНЦ АН СССР,
Петропавловск-Камчатский.

Получено 12 IX 1983.

SUMMARY

Two new fossil *Cordia* species (family *Boraginaceae*) from the Palaeogene of Kamchatka are described, *C. kamtschatica* Cheleb. sp. nov. and *C. ochotensis* Cheleb. sp. nov. The comparison of *C. kamtschatica* with some species of the formal genus *Grewiopsis* is suggestive of the latter to be assigned to the genus *Cordia*. New combinations and advanced diagnoses for *C. platanifolia* (Ward) Cheleb., *C. congerminalis* (Hollick) Cheleb., *C. amurensis* (Krysht. et Baik.) Cheleb. are given. The *Cordia* genus was widely distributed throughout the North Hemisphere from Late Cretaceous till Early Oligocene. The verification of the ancient *Cordia* areas appears to be possible after the revision of all fossil materials.

УДК 633.203 (571.15)

А. В. Ронгинская

АНТРОПОГЕННЫЕ СМЕНЫ ЛУГОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ САЛАИРСКОГО КРЯЖА

A. V. RONGINSKAYA. ANTHROPOGENIC SUCCESSION OF MEADOW VEGETATION FROM THE SALAIR BLOCK

Классификация суходольных луговых сообществ Салаирского кряжа проведена эвристико-статистическим методом. Выявлены наиболее характерные изменения луговых сообществ под влиянием антропогенных факторов. Составлены ряды сенокосной и пастбищной дигрессии. Каждая последующая стадия дигрессии отличается уменьшением разнообразия сообществ, повышением устойчивости к антропогенному фактору. Антропогенная динамика суходольных лугов Салаирского кряжа весьма специфична по сравнению с сопредельными подтаежными и южно-таежными районами Западной и Средней Сибири. Специфика проявляется в наличии стадии полевицевых лугов.

Влияние сенокошения и выпаса на луговые травостои исследуется давно. Накоплен большой материал по суходольным и особенно пойменным лугам различных природных зон (Работнов, 1974). Однако до настоящего времени отсутствует теория, достаточно полно описывающая антропогенные реакции, поскольку многие частные вопросы антропогенной динамики еще недостаточно исследованы (Мартин, 1977; Миркин, 1979; Ситник, Малиновский, 1979). Исследователи подчеркивали зависимость типа антропогенных смен от многих факторов, а именно от состава сообществ, типа почв, климатических условий, интенсивности и характера хозяйственного использования кормовых угодий. Наряду с зональной спецификой динамических процессов можно выделить и неспецифические типы смен, обусловленные системой хозяйства и культурой землепользования.

В связи с крайне недостаточной изученностью луговой растительности Салаирского кряжа (Поляков, 1934) возникла необходимость в систематизации ее фитоценотического разнообразия и динамики растительных сообществ, что должно послужить основанием для создания системы рационального использования растительных ресурсов. Изучение лугов Салаирского кряжа начато в 1973 г. стационарным и маршрутным методами. В настоящей работе использовано 386 описаний луговых фитоценозов и учтены наблюдения на стационарных участках. Описания достаточно объективно отражают структуру и разнообразие луговых сообществ Салаирского кряжа, поскольку обследовано не менее 70% его территории. Число описаний в каждой группе лугов примерно соответствует доле ее в луговой растительности (по площади), так как детально обследованы все наиболее крупные массивы. При анализе описаний использован новый метод классификации (Василевич, 1980) и количественные методы ординации сообществ в рядах сенокосной и пастбищной дигрессии.

Салаирский кряж представляет собой невысокое асимметричное сводовое поднятие, сильно расчлененное эрозией. Средние высоты водоразделов колеблются в пределах 410—470 м над ур. м. Осадков выпадает в среднем 500—600 мм, однако отдельные годы отличаются засушливым весенним периодом. За период наших исследований из 9 лет 4 были засушливыми (1974, 1977, 1980, 1981). Обширные площади водоразделов и склонов заняты лесами, что дает основание для выделения горно-таежного пояса.

История антропогенного изменения природных биоценозов Салаирского кряжа неразрывно связана с развитием хозяйственной деятельности человека за последние 200—250 лет. Осваивались лесные массивы около бывших поселков, где вели добычу серебра и золота. Луговая растительность в пределах кряжа сформировалась на месте уничтоженных осиновых, осиново-пихтовых и пихтово-осиновых лесов при сенокосном и пастбищном использовании вырубок. Последовательность зарастания вырубок, как показали наблюдения, зависит от времени рубки (зимой или летом), размера вырубаемой площади и степени нарушенности травяного покрова. В настоящее время в связи с ликвидацией большей части поселков луга используются преимущественно как отгонные пастбища и сенокосы. Формируются они на глубокодерново-подзолистых серых лесных почвах разной степени оподзоленности, реже — на дерново-подзолистых и луговых. Почвенный покров плакоров развивается в условиях промывного водного режима. Переувлажнены лишь некоторые долины рек, балки и лощины. Почвообразующие породы представлены преимущественно лёссовидными суглинками с высоким содержанием карбонатов (в пределах 4—10%) и отсутствием легкорастворимых солей (Завалишин, 1936; Корсунов, 1974). Отрицательным свойством почв является их подверженность эрозионным воздействиям, что в условиях пересеченной местности приводит к образованию оврагов.

Анализ фитоценотического разнообразия луговых сообществ — необходимая предпосылка к исследованию сукцессионных процессов. Классификация луговых сообществ Салаирского кряжа проведена эвристико-статистическим методом по В. И. Василевичу (1980). Рассчитаны коэффициенты сходства сообществ в каждой из групп ассоциаций, которые характеризуют уровень структурного разнообразия сообществ, а также между основными группами ассоциаций. Показатели обилия видов получены при описании фитоценозов и измерении проективного покрытия видов с помощью масштабной сетки на 7—16 площадках в каждом из описаний. Характеристика одного сообщества представляет собой в количественном отношении среднюю величину из 7—16 площадок, причем при расчетах коэффициентов проведена трансформация показателя площади проективного покрытия видов через корень квадратный. В результате классификации мы получили количественно обоснованную систему фитоценотических единиц и их соподчинений (табл. 1).

Анализ данных сходства групп ассоциаций показал, что наиболее близки по структуре овсяницевые, полевицевые и мятликовые луга заключительных фаз сукцессии. От типично луговых сообществ заметно отличается группа крупнотравно-мятликовых. Ежовые луга занимают промежуточное положение между сообществами начальных и заключительных стадий сукцессионного процесса.

Выделенные группы сообществ разнообразны по структуре, причем разнообразие сообществ внутри каждой группы различно (табл. 2).

С возрастанием степени сенокосной и пастбищной дигрессии в группах луговых ассоциаций разнообразие фитоценозов уменьшается. Об этом можно

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты сходства основных луговых групп ассоциаций с возрастающей степенью сенокосной и пастбищной дигрессии

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	14.09	14.78	16.80	19.90	16.10	16.72	16.89	19.20
2		12.62	12.84	15.91	13.71	13.80	14.20	14.60
3			12.96	15.24	13.80	13.91	13.76	13.20
4				16.82	14.24	12.80	12.71	14.32
5					8.79	11.32	11.32	11.60
6						10.40	8.94	9.40
7							8.42	8.72
8								7.96
9								

Примечание. Группы луговых ассоциаций: 1 — крупнотравная, 2 — коротконожковая, 3 — крупнотравно-мятликовая, 4 — ежовая, 5 — овсяницевая, 6 — тимофеечная, 7 — полевицевая, 8 — мятликовая, 9 — птичьегречишная.

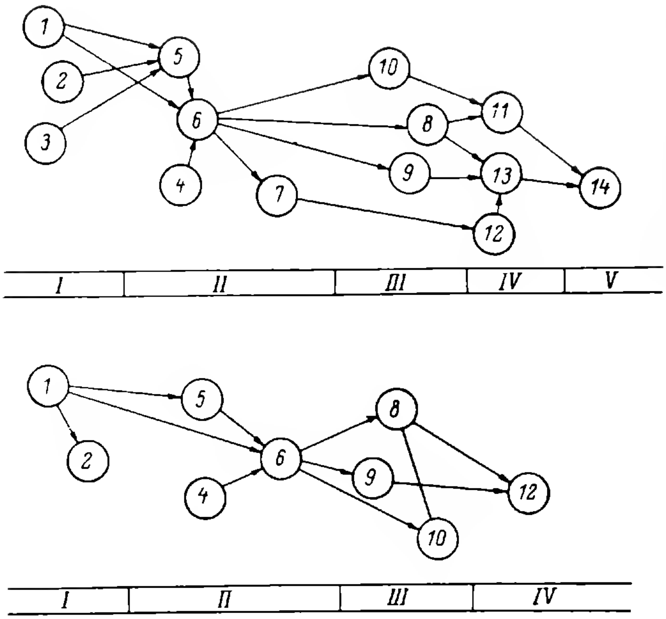


Рис. 1. Динамические ряды сенокосной (*внизу*) и пастбищной (*вверху*) дигрессии лугов Салаирского кряжа.

I—V — дигрессионные стадии. Сообщества: *1* — высокотравные поляны, *2* — крупнотравно-мятликовые, *3* — крупнотравно-вейниковые, *4* — коротконожковые, *5* — крупнотравно-ежовые, *6* — ежовые, *7* — мелкотравно-ежовые, *8* — овсяницевые, *9* — тимофеечные, *10* — полевицевые, *11* — мелкотравно-полевицевые, *12* — мелкотравно-мятликовые остепненные, *13* — мятликовые, *14* — пустоши.

судить по величине коэффициента сходства или среднего расстояния между сообществами: чем оно больше, тем сильнее отличия в структуре сравниваемых сообществ. В зависимости от величины разнообразия луговых ассоциаций их можно объединить в 5 групп. В ряду рассматриваемых групп ассоциаций максимальным разнообразием отличаются крупнотравные сообщества лесных полян, близки к ним группа крупнотравно-мятликовая с *Poa trivialis* и крупнотравно-вейниковая с *Calamagrostis obtusata*, представляющие начальную стадию зарастания бывших лесных территорий. Разнообразие уменьшается в каждой следующей группе.

Вторая группа крупнотравно-ежовых, ежовых и коротконожковых лугов имеет одинаковый размах варьирования структуры сообществ, то же характерно для третьей — тимофеечных и овсяницевых лугов — и четвертой — полевицевых и мятликовых лугов. Минимальным разнообразием сообществ выделяются пустоши с доминированием *Polygonum aviculare.*

Анализ пространственного размещения луговых сообществ, их структуры и хозяйственного использования позволил составить ряды сенокосной дигрессии. Стадии пастбищной дигрессии для имеющихся описаний определены по И. А. Цаценкину (1967). При сенокосной дигрессии четко выделяются 4 стадии, при пастбищной — 5 (рис. 1). Основные направления антропогенных смен подтверждаются и экспериментально.

При сенокосном и пастбищном использовании общая направленность смен

ТАБЛИЦА 2

Разнообразие сообществ по группам ассоциаций суходольных лугов Салаирского кряжа

Группа ассоциаций	Число описаний, n	Средние коэффициенты сходства сообществ, $M \pm m$	σ	C_v, %
Крупнотравная	42	11.62 ±0.52	15.26	131.0
Крупнотравно-мятликовая	29	10.41 ±0.48	9.67	92.9
Крупнотравно-вейниковая	18	9.77 ±0.39	4.82	49.4
Крупнотравно-ежовая	31	8.61 ±0.46	9.92	115.2
Ежовая	64	8.57 ±0.42	14.10	164.6
Коротконожковая	48	8.19 ±0.38	8.19	100.0
Тимофеечная	19	7.18 ±0.38	4.97	69.2
Овсяницевая	36	7.09 ±0.52	13.05	184.1
Полевицевая	32	6.42 ±0.72	16.03	249.8
Мелкотравно-полевицевая	16	6.12 ±0.53	5.80	94.8
Мятликовая	39	5.98 ±0.51	13.88	232.1
Птичьегречишная	12	5.07 ±0.38	3.08	60.9

в основном одинакова. Существенны различия в структуре сообществ, скорости сукцессионных смен, продуктивности, распределении надземной и подземной фитомассы.

I стадию сукцессии представляют крупнотравные, крупнотравно-вейниковые и крупнотравно-мятликовые сообщества лесных полян. Все последующие стадии — типично луговые — чередуются в следующем порядке: II — коротконожковые, крупнотравно-ежовые и собственно ежовые, III — овсяницевые и тимофеечные, IV — мятликовые и полевицевые луга. V стадия пастбищной дигрессии, так же как и первая, представлена нелуговыми сообществами пустошей чаще с доминированием *P. aviculare*.

Крупнотравные, крупнотравно-вейниковые с *Calamagrostis obtusata* и крупнотравно-мятликовые с *Poa trivialis* сообщества лесных полян, гарей и лесных расчисток во многом однотипны как в пределах кряжа, так и его отрогов и близки по структуре и генезису. Располагаясь на водоразделах и склонах разной крутизны и экспозиции, они удивительно однообразны по структуре травяного покрова, что в значительной степени определяется мощным средообразующим влиянием леса. Сообщества этого типа достаточно устойчивы и существуют довольно долго, не изменяя основных черт структуры при условии исключения их из сенокосного и пастбищного использования. Для них очень характерно обильное семенное возобновление многих видов разнотравья. Возобновление древесных пород единично, бóльшую часть семян пихты съедают грызуны, они же повреждают и всходы.

Неоднократное удаление травостоя приводит к деградации не только крупнотравья, но и мятлика обыкновенного, вейника тупоколоскового и смене их ежовыми лугами. Наши опыты 1973—1976 гг. показывают, что изменение видового состава и структуры травостоя крупнотравно-мятликовых сообществ зависит от сроков скашивания. Сенокошение в разгар вегетационного периода отражается на продуктивности и составе травостоя в следующий год меньше, чем осеннее скашивание, которое приводит к резкому падению общей продуктивности, участия мятлика и почти всех видов крупнотравья (табл. 3).

Коротконожковые луга с *Brachypodium pinnatum* в пределах Салаирского кряжа в типологическом отношении представляют собой наиболее ксерофитный вариант лесных лугов. Встречаясь спорадично на

ТАБЛИЦА 3

Изменения продуктивности надземной растительной массы и участия (в %) основных видов крупнотравно-мятликового луга при разных сроках скашивания, г/м² (абс. сух. вес)

Год учета	Варианты опыта							
	скашивание с 15 по 25 VII				скашивание с 10 по 23 VIII			
	общий вес, г/м²	в том числе, %			общий вес, г/м²	в том числе, %		
		мятлик	крупнотравье	остальные		мятлик	крупнотравье	остальные
1973	342.8 ±16.7	19.6 ±2.4	38.4 ±2.1	42.0 ±8.2	337.2 ±14.6	17.9 ±3.8	36.2 ±4.9	45.9 ±6.1
1974	384.3 ±14.0	16.1 ±5.3	39.6 ±6.8	44.3 ±5.3	271.4 ±19.7	12.4 ±1.6	31.4 ±3.8	56.2 ±4.0
1975	365.0 ±29.7	20.0 ±4.2	32.7 ±9.1	47.3 ±8.0	236.3 ±17.0	9.2 ±2.1	24.0 ±4.4	66.8 ±7.1
1976	315.9 ±11.4	15.7 ±4.2	26.8 ±6.3	57.5 ±7.3	212.4 ±21.8	8.6 ±1.8	18.2 ±4.1	73.2 ±7.0

Примечание. Скашивание травостоя производили на высоте 5—7 см от поверхности почвы.

склонах южной и юго-западной экспозиций, а также по крутым северным и восточным склонам в осевой части кряжа, они не занимают больших площадей. Их фитоценотическое разнообразие исчерпывается в основном тремя типами фитоценозов: крупнотравно-, осоково- и разнотравно-коротконожковые остепненные. Устойчивость их к антропогенному влиянию и направленность эндодинамических процессов зависят от биологических свойств доминирующих видов. Регулярное ежегодное сенокошение способствует разрастанию *Dactylis glomerata* — рыхлокустового злака с достаточно высокой конкурентной мощностью — и изреживанию *Brachypodium pinnatum*. Аналогичное происходит и при пастбищном использовании коротконожковых лугов.

Наибольшее ландшафтное значение и фитоценотическое разнообразие в районе исследования имеют ежовые луга с пестрым набором содоминирующих видов: от почти монодоминантных до снытьево-, лабазниково-, крупнотравно- и овсяницево-ежовых. Такие особенности климатического режима, как достаточно продолжительный теплый и влажный вегетационный период и непромерзающий или неглубоко промерзающий (не более 10 см) в определенные годы почвенный покров из-за мощного слоя снежных наносов, обеспечивают широкий диапазон местообитаний ежи сборной, поэтому ежовые сообщества приурочены не только к выровненным водоразделам, но типичны и для склонов разной экспозиции, подножий увалов, логов. Это молодые луга, возникшие сравнительно недавно на месте уничтоженного леса. Наблюдается очень четкая приуроченность крупнотравно-ежовых и лабазниково-ежовых лугов к осевой части кряжа, овсяницево-ежовых — к восточным, а тимофеечно-ежовых — к западным его отрогам. Указанная локализация сообществ обусловлена в основном интенсивностью антропогенного использования. Сукцессионные связи сообществ, объединенных в группу ассоциаций ежовых лугов, несомненны. Регулярное скашивание травостоя ежовых лугов ведет к формированию тимофеечно- и овсяницево-ежовых сообществ; нерегулярное сенокошение способствует сохранению крупнотравья и формированию крупнотравно- и близких к ним лабазниково- и снытьево-ежовых лугов.

Ежовые луга сенокосного использования отличаются ранним началом вегетации. Здесь эфемероидные виды отрастают на 7—10 дней раньше по сравнению с заповедными участками. Сенокошение способствует увеличению плотности травостоя, препятствует накоплению подстилки.

Ежа сборная достаточно устойчива к сенокошению и выпасу. Пастбищным вариантом ежовых лугов в районе исследования являются мелкотравно-ежовые сообщества, занимающие безлесные шлейфы увалов в долинах рек Суенги, Ика, Полдневой. Как правило, эти участки пастбищ расположены в стороне от загонов для скота, что определяет умеренную пастбищную нагрузку. По структуре травостоя они существенно отличаются от сенокосных участков. Ежа сборная формирует здесь мощные дерновины диаметром до 40 см. Кроме нее обильны *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis gigantea*, *Poa pratensis*, разнообразное розеточное мелкотравье — *Veronica serpyllifolia*, *Prunella vulgaris*, *Achillea millefolium*, *Plantago stepposa*, *Taraxacum officinale*. Эти пастбища представляют собой ксерофитный вариант ежовых сообществ, на них постоянно присутствуют лесостепные виды: *Thalictrum simplex*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, реже — *Dianthus versicolor*, *Peucedanum ruthenicum*. Длительность существования этих сообществ определяется интенсивностью выпаса. При увеличении пастбищной нагрузки на их месте формируются мелкотравно-мятликовые (с *Poa angustifolia*) остепненные луга.

Все остальные типы ежовых лугов (крупнотравно-, снытьево-ежовые и др.) как при систематическом скашивании, так и при основательном стравливании сменяются луговыми сообществами с доминированием овсяницы луговой, тимофеевки луговой или мятлика лугового.

Овсяницевые луга характерны для открытых склонов и выровненных водоразделов, интенсивно используемых как сенокосные и пастбищные угодья. Наиболее широко они представлены в обжитой предсалаирской полосе и в окрестностях довольно редких на кряже населенных пунктов.

Фитоценотическое разнообразие овсяницевых лугов достаточно велико. *Festuca pratensis* формирует как монодоминантные сообщества, так и с содоминированием других луговых видов: *Phleum pratense*, *Trifolium repens*, *T. pratense*, *Achillea millefolium*, *Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Carum carvi*, *Geranium pratense*. В среднем для овсяницевых лугов характерно 35 видов сосудистых растений на площади 100 м². Одной из первых стадий смены ежовых сообществ овсяницевыми являются снытьево-овсяницевые луга. Мелкотравно-овсяницевые луга, где большое значение приобретают виды розеточного разнотравья (*Taraxacum officinale*, *Plantago lanceolata*, *Prunella vulgaris*), завершают деградацию овсяницевых лугов под влиянием интенсивного хозяйственного использования — не только выпаса, но и сенокошения.

Тимофеечные луга с *Phleum pratense* на западном более освоенном в хозяйственном отношении склоне Салаирского кряжа встречаются гораздо чаще, чем ежовые, и по площади уступают лишь овсяницевым. В северо-восточной части кряжа, несмотря на то что тимофеевка луговая довольно обычна в составе луговых травостоев, они отсутствуют.

Тимофеечные луга приурочены к олуговевшим лесным вырубкам открытых водоразделов и склонов преимущественно южной и западной экспозиций. Они чаще формируются на светло-серых слегка оподзоленных и дерново-подзолистых почвах. В фитоценотическом отношении разнообразие их невелико. Наиболее типичны для района исследования 4 типа сообществ: ежово-, клеверо-, мелкотравно- и погремково-тимофеечные. На 100 м² в них встречается от 32 до 68 видов преимущественно луговых растений.

Мятликовые луга суходолов с доминированием *Poa pratensis* и *P. angustifolia* территориально уступают овсяницевым и тем более ежовым. Они представляют собой одну из стадий пастбищной дигрессии последних, характерных для открытых пологих склонов, шлейфов невысоких увалов, интенсивно используемых чаще как пастбища, а иногда и для сенокошения. Фитоценотическое разнообразие сообществ невелико. Наиболее типичны клеверово-мятликовые с *Trifolium pratense*, мелкотравно-мятликовые настоящие и мелкотравно-мятликовые остепненные луга.

Полевицевые луга представлены небольшими по площади участками среди целинных мятликовых и овсяницевых на склонах водораздельных увалов, преимущественно в северо-восточной части кряжа. *Agrostis gigantea* не формирует чистых монодоминантных сообществ, в них значительно участие *Dactylis glomerata* и *Festuca pratensis*. Это одна из заключительных фаз сукцессии лугов под влиянием интенсивного сенокосного и пастбищного использования ежовых и коротконожковых лугов.

Полевицевые луга по видовой насыщенности сообществ мало отличаются от мятликовых. Наиболее широко распространены мелкотравно-полевицевые фитоценозы, где наряду с *Agrostis gigantea* обильны те же виды розеточного мелкотравья, что и в деградированных мятликовых и овсяницевых. Сенокосные и пастбищные варианты полевицевых лугов очень близки по структуре и видовому составу. Чрезмерно выбитые пастбища у загонов и молочно-товарных ферм представлены пустошами, где доминирует однолетник *Polygonum aviculare*, а луговые виды единичны. В этих маловидовых растительных сообществах не более чем 14—16 видов на 100 м².

Наблюдения на стационарных участках подтверждают достоверность установленных антропогенных смен. В шести луговых сообществах разных стадий сукцессионного процесса исследовали изменения состава травостоя, продуктивности и структуры под влиянием скашивания травостоя на высоте 5—7 см у поверхности почвы. Контролем служили луговые участки заповедного режима. С целью ускорить сукцессию проводили скашивание у поверхности почвы на постоянных площадках (3—7 по 1 м²). Эксперимент со скашиванием у поверхности почвы в какой-то мере можно считать имитацией пастбищного использования луговых участков. Анализируя изменения в составе травостоев опытных луговых участков, мы пришли к выводу, что в условиях Салаирского кряжа сенокошение в период максимального развития травостоя лугов (15—25 июля) способствует формированию злаковых луговых сообществ. Так, ежегодное сенокосное использование крупнотравно-мятликовых и крупнотравных сообществ лесных полян через 5 лет приводит к формированию на их месте мятликовых (с *Poa trivialis*) и снытьево-ежовых сообществ. При скашивании у поверхности

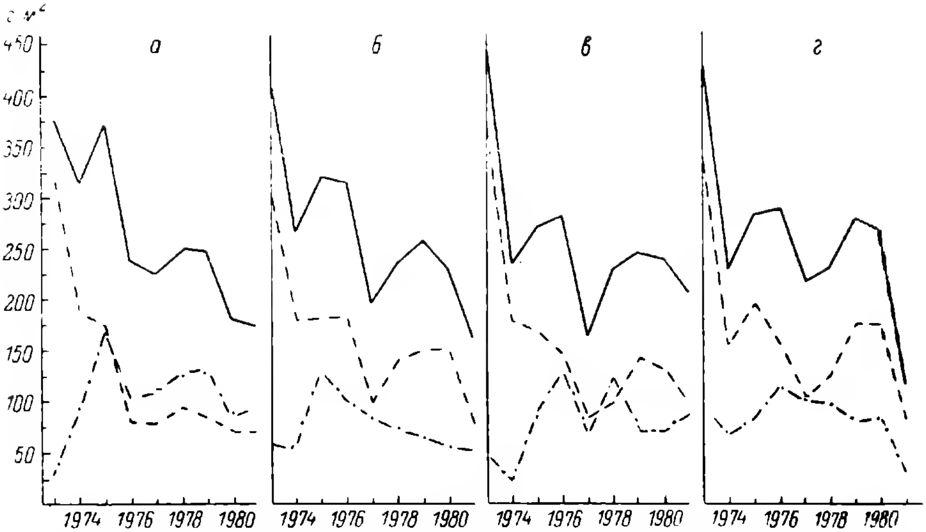


Рис. 2. Флуктуации продуктивности и состава луговых сообществ при низком скашивании.

а — снытьево-ежовый луг, б — овсяницевый, в — полевицевый, г — мятликовый. *Сплошная* линия — общий укос, *штриховая* — злаки, *штрихпунктирная* — луговое разнотравье. *По оси ординат* — продуктивность, г/м²; *по оси абсцисс* — годы.

почвы на 3-й год доминирует ежа сборная. На лугах всех стадий сукцессии сенокошение приводит к деградации лугового разнотравья и увеличению участия в травостое злаков (рис. 2).

При современном использовании бо́льшая часть лугов Салаирского кряжа выкашивается не ежегодно. Чередование сенокошения с последующим «отдыхом» лугов благоприятно отражается на продуктивности всех типов сообществ. Как правило, при ежегодном сенокосном использовании деградация сообществ сопровождается снижением их продуктивности, что особенно заметно на лугах первых стадий сукцессионного процесса.

Низкое скашивание травостоя в первый же год на всех типах лугов приводит к резкому снижению продуктивности надземной массы. При ежегодном низком скашивании травостоев в шести типах лугов флуктуации продуктивности надземной массы имеют вид поступательной эндодинамичной дигрессии с отрицательными осцилляциями (по: Куркин, 1976) в засушливые годы.

На снытьево-ежовом лугу низкое скашивание травостоя приводит на следующий год к резкому снижению продуктивности ежи сборной и увеличению участия группы видов лугового разнотравья (особенно *Pedicularis incarnata*). В эксперименте уменьшение продуктивности ежи продолжалось 3 года, а затем стабилизировалось на среднем уровне (20—30 г/м² сух. веса). Таким образом, при низком скашивании снытьево-ежовый луг через 3 года сменяется разнотравно-полевицевым. Скашивание литовкой вручную приводит к подобной смене через 6 лет.

Продуктивность мятлика лугового, несмотря на различное участие в составе лугов (от ассектатора на снытьево-ежовом до доминанта на мятликовом), при низком скашивании с каждым годом уменьшается независимо от погодных условий.

Исследования показали, что антропогенная динамика суходольных лугов Салаирского кряжа весьма специфична по сравнению с сопредельными подтаежными и южно-таежными районами Западной и Средней Сибири. Общий спектр основных луговых типов районов, включая и Салаирский кряж, одинаков (Куминова, Митрофанова, 1963; Павлова, 1980), однако специфика последнего — в наличии стадии полевицевых лугов и некотором изменении последовательности смен.

Начальными стадиями формирования лугов на Салаирском кряже являются крупнотравно-ежовые и коротконожковые с *Brachypodium pinnatum* луга. В типичном варианте антропогенных смен коротконожковая стадия лугов необязательна. Общая направленность изменений луговых сообществ под влиянием сенокосного и пастбищного использования от крупнотравных к ежовым → овсяницевым → тимофеечным → мятликовым и полевицевым в районе исследований не всегда выдерживается. В зависимости от характера использования (сенокос или выпас), а также от интенсивности антропогенной нагрузки наблюдаются некоторые изменения в последовательности стадий. Различные типы лугов под влиянием пастбищной дигрессии, а иногда и при ежегодном низком скашивании травостоя, особенно в фазу его массового цветения, могут переходить в один и тот же обедненный тип. Так снытьево-, тимофеечно-, овсяницево-ежовые сменяются любым из тимофеечных сообществ. Промежуточная стадия овсяницевых лугов иногда не проявляется. Мятликовые луга сменяют только овсяницевые, но не ежовые и не тимофеечные.

В процессе антропогенных смен суходольных луговых сообществ Салаирского кряжа наблюдается уменьшение фитоценотического разнообразия на каждой последующей стадии и последовательно увеличивается устойчивость луговых сообществ к антропогенному фактору.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. Эвристико-статистический метод классификации растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 18—31. — *Завалишин А. А.* Почвы Кузнецкой лесостепи. — В кн.: Материалы Кузнецко-Барнаульской почвенной экспедиции 1931 года, ч. 3. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 21—202. — *Корсунов В. М.* Генетические особенности глубокооподзоленных почв черневой тайги Салаира и некоторые элементы современного почвообразования в них. — В кн.: Лесные почвы горного окаймления юго-востока Западной Сибири. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1974, с. 133—196. — *Куминова А. В.*, *Митрофанова М. П.* Суходольные луга Приобья. — В кн.: Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963, с. 285—305. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Мартин Ю. Л.* Антропотолерантность биоценозов. — В кн.: Антропотолерантность наземных биоценозов и прикладная экология. Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1977, с. 12—14. — *Миркин Б. М.* О некоторых современных концепциях динамики растительных сообществ. — Журн. общ. биол., т. 40, № 4, 1979, с. 569—578. — *Павлова Г. Г.* Суходольные луга юга Средней Сибири. Новосибирск: Наука, СО АН СССР, 1980. 216 с. — *Поляков П. П.* Ботанико-географические очерки Кузнецкой котловины, Салаира и Западной Предсалаирской полосы. — В кн.: Материалы Кузнецко-Барнаульской почвенной экспедиции 1931 года, ч. 1. Л., 1934. 64 с. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Раменский Л. Г.*, *Цаценкин И. А.*, *Чижиков О. Н.*, *Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Изд-во сельхоз. лит., 1974. 472 с. — *Ситник К. М.*, *Малиновский К. А.* Завдания біогеоценологічних досліджень. — Вісн. АН УССР, 1979, № 11, с. 60—68. — *Цаценкин И. А.* Экологические шкалы для растений пастбищ и сенокосов горных и равнинных районов Средней Азии, Алтая и Урала. Душанбе: Дониш, 1967. 226 с.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 7 V 1982.

SUMMARY

Classification of the upland meadow communities from the Salair block has been worked out by the eurystic-statystical method. Most characteristic changes in meadow communities affected by anthropogenic factors have been determined. The series of mowing and grazing digression are constructed. Every subsequent stage of digression is characterized by the decrease in the diversity of communities and by the increase in resistance to the anthropogenic factor. Anthropogenic dynamics of the upland meadows of the Salair block is quite specific as compared to those of the neighbouring sub-taiga and south taiga regions of Western and Middle Siberia. This specificity is in the presence of the bentgrass meadow stage.

ТОМ 69 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ 1984, № 5

УДК 581.524.44 (470.324)

Ю. В. Титов, Е. С. Нескрябина, В. Д. Друзина

РЕАКЦИЯ ТРАВЯНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЙМЫ р. ХОПЕР НА ПРИРОДНЫЕ И АНТРОПОГЕННЫЕ ФАКТОРЫ

YU. V. TITOV, E. S. NESKRIABINA, V. D. DRUZINA. THE RESPONSE OF THE HOPER RIVER FLOOD PLAIN HERBACEOUS COMMUNITIES TO NATURAL AND ANTHROPOGENIC FACTORS

В 1978—1982 гг. изучали динамику состава, структуры и продуктивности травяных сообществ поймы р. Хопер в Хоперском государственном заповеднике. Биологическая продуктивность травостоев разных типов сообществ поймы изменялась в пределах 8—55 ц/га. Продуктивность настоящих пойменных лугов низкого уровня снижается в годы с продолжительными паводками, лугов среднего уровня — в годы с низкими и кратковременными паводками, остепненных лугов высокого уровня и пойменных псаммофитных сообществ — при засухе в мае—июне. В условиях заповедного режима наиболее устойчивы первичные остепненные луга прирусловых валов. Чтобы сохранить другие типы травяных сообществ поймы, являющихся резерватом многих редких и ценных в кормовом отношении видов, их необходимо периодически скашивать.

Хоперский государственный заповедник расположен в юго-восточной части Окско-Донской низменности на границе лесостепной и степной зон в Воронежской обл. Зональными типами растительности являются луговые степи, представляющие собой южные разновидности среднерусских луговых степей, и нагорные дубравы (Лавренко, 1980); те и другие сохранились на территории заповедника. Около 80% территории заповедника расположено в пойме р. Хопер. По характеру растительности пойму относят к днепровско-донскому варианту субаридных пойм, в которых заключительной стадией развития растительности являются пойменные дубравы (Липатова, 1980). Притеррасная часть поймы занята преимущественно черноольшанниками. Травяная растительность занимает менее 10% поймы и представлена в основном заболоченными и настоящими лугами центральной поймы и остепненными лугами прирусловых валов.

В заповеднике ведутся наблюдения за динамикой водной (Красовская, 1959; Печенюк, 1982) и лесной (Шаталов, 1976) растительности, но стационарное изучение травяных сообществ поймы ранее не проводилось. Такие работы были начаты в 1978 г. в порядке реализации договора о творческом содружестве Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР с Хоперским государственным заповедником. Цель исследований — изучить динамику основных типов травяных сообществ поймы и на этой основе предложить рекомендации по их охране и оптимальным режимам использования. В настоящей статье изложены итоги первого этапа изучения динамики состава, структуры и продуктивности сообществ за период 1978—1982 гг.

Объекты и методы исследований

В мае 1978 г. на характерных элементах ландшафта поймы заложили 9 пробных площадей (пр. пл.) размером от 0.015 до 0.04 га, отражающих основные типы травяных сообществ.

Пр. пл. 1—4 расположены в центральной выровненной части поймы на аллювиальных луговых насыщенных темноцветных тяжело- и среднесуглинистых почвах разной степени оглеения, подстилаемых на глубине 1.5—2 м песчаными речными наносами. Экологическая оценка условий местопроизрастания, по Л. Г. Раменскому с соавторами (1956), показала, что увлажнение почвы на пр. пл. 1 сыролуговое, на пр. пл. 2—4 — влажно-луговое умеренно-переменное, отложение наилка слабое, почвы богатые слабосолончаковатые. Наиболее длительно заливаемая паводковыми водами пр. пл. 1 расположена на иловато-суглинистой глеевой почве; мощность горизонта A_1 составляет 80 см, на глубине 100 см — суглинистый глеевый горизонт G с линзами песка. В слое почвы 0—60 см pH изменяется в пределах 5.7—6.3, содержание гумуса— 9.8—2.6%, общего азота — 0.34—0.05%. Пр. пл. 4, заливаемая на короткий период, расположена на среднесуглинистой сильно ожелезненной глееватой почве; мощность горизонта A_1 — 60 см, на глубине 70 см — иллювиальный горизонт B, переходящий на глубине 100 см в оглееный супесчаный железистый горизонт BG. В слое почвы 0—60 см pH изменяется в пределах 6.4—6.2, содержание гумуса — 10.6—2.4, общего азота — 0.37—0.08%.

Сообщества на пр. пл. 1—4 относятся к настонщим пойменным лугам низкого и среднего уровня и представлены крупноразнотравным с осокой лисьей (пр. пл. 1), лисохвостно-крупноразнотравным с луком угловатым (пр. пл. 2), бобово-лисохвостно-крупноразнотравным (пр. пл. 3) и лисохвостно-крупноразнотравным с осокой ранней (пр. пл. 4). На этих лугах 55.7% видов относятся к луговым, 15,9 — к прибрежно-водным и видам болотистых местообитаний, 14.8 — к лесным, 13.6 — к степным, сорным и видам засоленных местообитаний. Преобладают многолетние мезофиты и гидромезофиты, представленные в основном растениями 2-й величины, длинно- и короткокорневищными кистекорневыми со среднелетними сроками зацветания. От пр. пл. 1 к 4 увеличивается урожай сухой надземной массы с 370 до 460 г/м², несколько снижается в урожае доля разнотравья, но возрастает участие злаков и бобовых.

Покрытие травостоем на настоящих пойменных лугах составляет 90—100, мхами — 70—90%. В травостоях выделяются три яруса. Ярус I высотой до 120—150 см на долгопоемных лугах образован генеративными побегами *Euphorbia palustris* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Cirsium incanum* (S. G. Gmel.) Fisch., *Thalictrum flavum* L., *Rumex crispus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, на среднепоемных лугах в I ярусе снижается доля гидрофильного разнотравья и увеличивается участие *Sanguisorba officinalis* L., *Valeriana officinalis* L., *Alopecurus pratensis* L., *Galatella rossica* Novopokr. Ярус II высотой до 80 см составлен побегами большинства видов разнотравья, осок и бобовых. Ярус III высотой до 30 см образован *Lysimachia nummularia* L., *Glechoma hederacea* L., *Viola pumila* Chaix, *Stellaria graminea* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Plantago major* L., *Rorippa brachycarpa* (C. A. Mey.) Hayek и другими видами. 85% надземной массы на этих лугах сосредоточено в слое надпочвенного пространства до 60 см.

Пр. пл. 5, 6 заложены на прирусловых валах на аллювиальных слоистых примитивных супесчаных почвах, подстилаемых на глубине 60—70 см песчаными речными наносами. Почвы довольно богатые, увлажнение их сильнопеременное от влажно- до сухолугового, отложение наилка умеренное. В слое почвы 0—60 см pH изменяется в пределах 5.3—6.3, содержание гумуса — 5.22—0.19% (с колебаниями значений по профилю за счет погребенного гумуса); содержание общего азота в дернине — 0.22, в горизонте A_1 — 0.13%.

Сообщества этих участков относятся к остепненным пойменным лугам высокого уровня и представлены лисохвостно-пырейно-костровым (пр. пл. 5) и пырейно-мятликовым с осокой ранней (пр. пл. 6). Здесь произрастает 47% луговых, 20.6 сорных, 14.7 степных, 17.7 лесных видов и видов песчаных местообитаний. Доминируют растения 2-й величины, мезофиты и мезоксерофиты, длинно-, короткокорневищные, кистекорневые и коротко-стержнекорневые с ранне- и среднелетними сроками зацветания. Средний сухой урожай травостоя на пр. пл. 5 составил 280, на пр. пл. 6—200 г/м²; около 70% урожая приходится на злаки, 15—17 — на разнотравье, 8—10 — на осоку.

Покрытие травостоем на остепненных лугах составляет 70—80%, высота его 80—90 см. Ярусность травостоев выражена слабо. Верхний разреженный ярус образован генеративными побегами *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis*, *Rumex thyrsiflorus* Fingerh., *Tanacetum* *vulgare* L., II ярус высотой до 40—50 см составлен побегами *Poa angustifolia* L., *Carex praecox* Schreb., *Eryngium planum* L., *Sedum purpureum* (L.) Schult., *Silene tatarica* (L.) Pers. Свыше 90% надземной массы сосредоточено на высоте до 30 см.

Пр. пл. 7—9 заложены на склоне и гребне песчаной гряды в притеррасной части поймы. Почвы аллювиальные дерновые песчаные сильно- и среднегумусированные с хорошо выраженным иллювиально-железистым горизонтом В на глубине 60—105 см; глубже — песчаный аллювий. Почвы умеренно богатые, увлажнение лугово-степное. В слое почвы 0—60 см pH изменяется в пределах 6.9—6.4 (глубже 1 м реакция слабощелочная), содержание гумуса — 4.09—0.76, общего азота — 0.09—0.01%.

Типчаково-мятликово-костровое сообщество на пр. пл. 7 относится к остепненным лугам, характерным для склонов надлуговой террасы, а типчаковое на пр. пл. 8 и ковыльно-типчаковое на пр. пл. 9 — к пойменным псаммофитно-степным сообществам, схожим по составу с целинными псаммофитными степями надлуговой террасы. В псаммофитно-степных сообществах произрастает 54.9% степных и видов песчаных местообитаний, 24.4 — сорных, 20.7 — луговых видов. Доминируют мезоксерофиты и ксерофиты плотнодерновинные, длиннокорневищные, коротко-стержнекорневые и кистенорневые растения 2-й величины с ранне- и среднелетними сроками зацветания.

В 1978 г. урожай наземной массы на пр. пл. 8 составил около 260 г/м^2; 92% ее приходилось на *Festuca valesiaca* Gaudin, 4 — на *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. Высота травостоя около 60 см, проективное покрытие 75%. Средний урожай фитомассы на пр. пл. 9 за годы наблюдений составил около 160 г/м^2; более 70% ее приходится на *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectinatum* и *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud., остальная часть — на степное разнотравье, в котором преобладают *Galium ruthenicum* Willd. и *Artemisia marschalliana* Spreng. Высота травостоя 70—80 см, проективное покрытие 70%. Свыше 85% надземной массы сосредоточено на высоте до 30 см.

В соответствии с программой исследований на каждой пробной площади были заложены два варианта — косимый и некосимый. Скашивание травостоев проводили раз в год. Ежегодно в разгар развития травостоев на каждом варианте оценивали встречаемость видов методом Раункиера в 25-кратной повторности и брали укосы с 6 площадок по 0.25 м^2; в укосах определяли число побегов и их сухой вес для каждого вида. Шести площадок оказалось достаточно для определения продуктивности травостоя в целом и доминирующих в сообществах видов с встречаемостью $\geqslant$ 50%. Вертикальную структуру травостоев изучали на укосах в 4-кратной повторности, определяя сухой вес фитомассы через 10 см. Влажность почв определяли весовым методом в 5—6-кратной повторности для каждого слоя почвы в 5 см; освещенность по профилю травостоев регистрировали люксметром Ю-16 через 10 см в 25-кратной повторности. Данные по погодным условиям и гидрологическому режиму поймы в годы наблюдений получены на метеостанции заповедника; среднемноголетние значения этих показателей заимствованы из работы В. И. Бирюкова с соавторами (1976).

Рассмотрим реакцию травяных сообществ поймы на некоторые природные и антропогенные факторы на примере четырех ключевых фитоценозов, расположенных на пр. пл. 1, 4, 6, 9.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика весенних паводков и даты схода воды с пробных площадей

Показатель, № пр. пл.	1978	1979	1980	1981	1982
Максимальный уровень воды, см	518	708	565	714	398
Дата максимального уровня	17 IV	26 IV	4 V	19 IV	28 IV
Продолжительность паводка, дни	58	86	69	61	57
Пробные площади					
1	29 V	16 VI	13 VI	25 V	15 V
4	5 V	3 VI	21 V	12 V	—
6	28 IV	9 V	5 V	2 V	—
9	—	—	—	—	—

Реакция сообществ на гидрологический режим в пойме и погодные условия

Сезонное развитие травяной растительности в пойме в основном определяется особенностями весеннего паводка и погодными условиями в конце весны и первой половине лета, когда происходит интенсивный рост большинства видов. Годы, когда мы проводили наблюдения, существенно различались по характеру паводков, продолжительности затопления экспериментальных участков (табл. 1) и по погодным условиям.

Во все годы продолжительность паводков была выше среднемноголетней (49 дней), особенно в 1979 г., когда все пробные площади, кроме 9-й, заливались водой и с лугов низкого уровня вода сошла только в середине июня. Максимальный уровень воды был выше среднемноголетнего (611 см) в 1979, 1981 гг.; в другие годы — ниже, особенно в 1982 г., когда заливались на короткий срок только луга низкого уровня. Таким образом, 1979 и 1982 гг. наиболее различались по характеру весенних паводков (табл. 1). Уровень грунтовых вод на пр. пл. 6—9 уже к середине июня обычно опускается глубже 2 м. На пр. пл. 1 уровень грунтовых вод к 15 июля был в 1979 г. на глубине 1.5, в 1982 — 2 м.

В 1979 г. за май и июнь выпало всего 24.2 мм осадков — почти в 4 раза меньше нормы, при этом в мае температура воздуха была выше обычной. В 1981 г. осадки в мае и июне составили 37.7 мм, а среднемесячная температура воздуха в июне была 21.8° — выше, чем в другие годы наших наблюдений. Эти 2 года были засушливы, но с высоким уровнем паводковых вод; в оба года осадков в июле и августе выпало в пределах нормы. 1980 г. —наиболее влажный: май и июнь были умеренно теплые, а осадков выпало выше нормы — 133.1 мм. В 1978 и 1982 гг. май и июнь были умеренно прохладные, но обеспеченные осадками — 111.2 и 102.7 мм соответственно. В августе—сентябре 1978 г. отмечена засуха. В 1982 г. осадки в мае—июне распределялись неравномерно: с 10 мая по 20 июня выпало всего 21 мм. Это обстоятельство в дополнение к низкому и кратковременному паводку создавало в первую половину лета 1982 г. некоторый дефицит доступной влаги на лугах среднего и высокого уровней.

Рассмотрим разногодичные изменения в сообществах на косимых вариантах

ТАБЛИЦА 2

Сухой вес различных фракций надземной фитомассы (г/м²) на стационарных участках в годы наблюдений

№ пр. пл.	Вариант	1978	1979			1980			1981			1982			В среднем			
		зеленая	общая	зеленая	ветошь	общая	зеленая	ветошь	общая	зеленая	ветошь	общая	зеленая	ветошь	общая	зеленая	ветошь	
																	г	% от общей
1	Косимый	350.0	371.6	324.4	47.2	432.5	390.9	42.2	449.0	413.8	35.2	431.7	386.9	44.8	421.2	373.2	42.3	10.0
	Некосимый	—	533.5	461.1	72.4	530.6	424.0	106.6	706.0	578.0	128.0	479.9	285.2	194.7	562.5	437.1	125.4	22.3
4	Косимый	536.0	547.5	508.9	38.6	590.8	548.8	42.0	506.8	450.8	56.0	306.1	248.1	58.0	487.8	458.5	48.6	10.0
	Некосимый	—	598.5	490.0	108.5	534.3	484.8	49.5	596.8	550.0	46.8	395.6	222.3	173.2	531.3	436.8	94.5	17.8
6	Косимый	—	139.0	123.6	15.4	345.4	320.4	25.0	151.6	131.6	20.0	250.0	214.9	35.1	221.5	197.6	23.9	10.8
	Некосимый	222.4	160.6	109.1	51.5	375.4	334.8	40.6	244.8	133.2	111.6	334.4	206.7	127.7	278.8	201.2	82.8	[illegible]
9	Косимый	—	218.9	154.6	64.3	221.7	175.7	46.0	123.7	79.6	44.1	282.1	217.0	65.1	211.6	156.7	54.9	[illegible]
	Некосимый	284.0	180.3	101.8	78.5	221.2	137.2	84.0	150.0	48.0	102.0	194.5	125.7	68.8	186.5	139.3	83.3	[illegible]

экспериментальных участков, режим использования которых больше соответствует природе лугового типа растительности.

Разногодичная динамика настоящих пойменных лугов (пр. пл. 1—4) определяется главным образом особенностью весенних паводков. Луга низкого уровня, заливаемые ежегодно независимо от высоты паводка, оказываются более устойчивы по видовому составу и продуктивности, чем луга среднего и высокого уровней. Так, за 5 лет на пр. пл. 1 отмечено 52 вида цветковых растений, из них 31% встречались только один раз, а колебания урожая зеленой массы составили 87—111%; на пр. пл. 4 обнаружено 68 видов, из них 43% встречались один раз, а колебания урожая составили 54—120% от среднего значения. Минимальная продуктивность травостоев отмечена на пр. пл. 1 в 1979 г., когда продолжительный паводок вызвал задержку развития сообщества более чем на месяц, на пр. пл. 4 — в 1982 г. с низким и кратковременным паводком (табл. 2).

В 1979 г. из крупноразнотравного сообщества с осокой лисьей (пр. пл. 1) выпали *Taraxacum officinale*, *Sanguisorba officinalis*, но появились цветущие экземпляры *Butomus umbellatus* L. и *Alisma plantago-aquatica* L., которые удерживались в сообществе в течение 2 лет. В 1982 г. здесь вновь появились выпавшие прежде виды, а также впервые — *Valeriana officinalis*, *Carex praecox*, *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin, *Galatella rossica*, *Plantago maxima* Juss. ex Jacq. При этом резко сократилась масса гидрофильных видов: *Carex vulpina* L., *Eleocharis palustris* (L). Roem. et Schult., *Gratiola officinalis* L., *Symphytum officinale* L., *Galium physocarpum* Ledeb., доминировавших в сообществе во влажные 1979, 1980 гг., но возросло участие *Filipendula ulmaria* и *Vicia cracca* L. до 36% от общей массы травостоя (табл. 3) и увеличилась масса эксплерентов — *Ranunculus repens* L. и *Viola pumila*. Вблизи пр. пл. 1 в 1982 г. обильно встречался *Lotus corniculatus* L., появились цветущие экземпляры *Galium ruthenicum*.

На пр. пл. 4 в 1979 г. не были обнаружены *Festuca valesiaca*, *Potentilla argentea* L., *Tragopogon podolicus* (DC.) Artemcz., *Filipendula vulgaris* Moench, *Fragaria viridis* Duch., встречавшиеся в 1978 г., но появились *Alisma plantago-aquatica*, *Eleocharis palustris*, *Symphytum officinale*, *Veronica longifolia* L. в цветущем состоянии. В засушливый 1981 г. и затем в 1982 г., когда территория площади не заливалась в паводок, резко снизилось участие в сообществе *Carex melanostachya* Bieb. ex Willd., *Eleocharis palustris*, *Filipendula ulmaria*, *Sanguisorba officinalis*, но увеличилось участие *Poa angustifolia*, *Carex praecox* и *Inula salicina* L. (табл. 3). Уменьшение в 1982 г. массы видов, доминирующих на настоящих пойменных лугах среднего уровня, сопровождалось увеличением встречаемости сорных видов в сообществе.

На прирусловых валах с сильно переменным режимом увлажнения и отложением грубого наилка идет жесткий отбор видов, поэтому остепненные луга здесь бедны, но относительно устойчивы по видовому составу. На пр. пл. 6 отмечено всего 30 видов, из них 35% встречались только один раз. Продуктивность остепненных лугов тем выше, чем больше осадков в мае—июне. Самая низкая продуктивность отмечена в 1979 г., когда неблагоприятное влияние засухи усугубилось задержкой развития растительности наводком на 2 недели (табл. 2). В этом году в сообществе появилось много летних однолетников — *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Gypsophila muralis* L., *Trifolium arvense* L., *Crepis tectorum* L., *Erigeron canadensis* L. и других видов, а также единичные цветущие растения *Galium physocarpum* и *Veronica longifolia*, но уже в следующем году они выпали из-за интенсивного разрастания верховых злаков и осоки ранней. В 1978 г. 75% общей массы травостоя приходилось на *Poa angustifolia*, в 1979 г. доминирующее положение в сообществе занял *Elytrigia repens* и удерживал его все последующие годы (табл. 4). На таких лугах в зависимости от характера весенних паводков, интенсивности отложения наилка и погодных условий происходят смена и изменение соотношения следующих доминантов: *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Alopecurus pratensis*, *Poa angustifolia*, *Tanacetum vulgare*, *Carex praecox*.

Под влиянием весеннего паводка 1979 г. на пр. пл. 7, 8 произошла реверсия сукцессий степной растительности до начальной сорно-бурьянной стадии вследствие гибели *Festuca valesiaca*, *Agropyron pectinatum*, других степных видов и обильного прорастания семян сорных однолетних видов. Наблюдения показали,

ТАБЛИЦА 3

Соотношение видов (процент от общей массы травостоя), доминирующих в крупноразнотравном сообществе с осокой лисьей (пр. пл. 1) и лисохвостно-крупноразнотравном сообществе с осокой ранней (пр. пл. 4)

Вид	Пр. пл. 1				Пр. пл. 4			
	1979	1980	1981	1982	1979	1980	1981	1982
Alopecurus pratensis					$\frac{9.7}{16.2}$	$\frac{9.9}{11.1}$	$\frac{15.2}{14.9}$	$\frac{7.9}{7.9}$
Elytrigia repens	$\frac{7.4}{4.2}$	$\frac{8.6}{1.2}$	$\frac{5.3}{1.3}$	$\frac{6.2}{0.2}$				
Poa angustifolia					$\frac{3.1}{2.6}$	$\frac{1.8}{0.9}$	$\frac{3.2}{0.8}$	$\frac{9.7}{3.2}$
Carex melanostachya					$\frac{\text{—}}{9.1}$	$\frac{4.7}{15.4}$	$\frac{3.0}{27.1}$	$\frac{0.9}{17.8}$
C. praecox					$\frac{6.7}{9.5}$	$\frac{6.4}{3.0}$	$\frac{12.1}{3.9}$	$\frac{15.1}{3.3}$
C. vulpina	$\frac{12.5}{19.8}$	$\frac{8.6}{32.2}$	$\frac{14.9}{34.7}$	$\frac{3.8}{27.9}$				
Eleocharis palustris	$\frac{9.5}{10.6}$	$\frac{8.6}{5.7}$	$\frac{6.0}{2.9}$	$\frac{1.4}{1.8}$	$\frac{15.0}{12.5}$	$\frac{9.0}{4.7}$	$\frac{8.4}{5.5}$	$\frac{2.1}{0.8}$
Juncus atratus	$\frac{2.5}{7.4}$	$\frac{10.8}{4.6}$	$\frac{9.7}{5.5}$	$\frac{2.7}{1.2}$	$\frac{2.7}{5.8}$	$\frac{6.2}{0.8}$	$\frac{6.1}{1.4}$	$\frac{0.9}{0.1}$
Cirsium incanum	$\frac{3.1}{\text{—}}$	$\frac{2.8}{0.4}$	$\frac{3.4}{7.1}$	$\frac{0.7}{9.2}$				
Filipendula ulmaria	$\frac{0.7}{1.4}$	$\frac{3.4}{1.2}$	$\frac{3.6}{0.8}$	$\frac{16.2}{0.4}$	$\frac{0.8}{8.0}$	$\frac{18.1}{8.5}$	$\frac{11.5}{12.6}$	$\frac{3.3}{11.1}$
Galium physocarpum	$\frac{24.7}{8.1}$	$\frac{18.3}{9.6}$	$\frac{14.5}{3.2}$	$\frac{7.9}{8.2}$	$\frac{5.0}{2.3}$	$\frac{1.5}{10.5}$	$\frac{1.4}{5.5}$	$\frac{3.1}{14.3}$
Gratiola officinalis	$\frac{7.6}{9.0}$	$\frac{8.3}{13.8}$	$\frac{2.7}{7.2}$	$\frac{3.3}{7.9}$	$\frac{5.3}{2.3}$	$\frac{1.8}{\text{—}}$	$\frac{2.3}{1.2}$	—
Inula salicina					$\frac{2.7}{1.1}$	$\frac{4.6}{4.4}$	$\frac{5.9}{2.6}$	$\frac{13.7}{4.5}$
Sanguisorba officinalis					$\frac{19.2}{10.6}$	$\frac{11.5}{18.0}$	$\frac{9.3}{14.5}$	$\frac{11.5}{15.8}$
Symphytum officinale	$\frac{7.5}{2.9}$	$\frac{3.8}{1.8}$	$\frac{3.7}{0.4}$	$\frac{3.1}{2.3}$				
Thalictrum flavum	$\frac{2.6}{6.7}$	$\frac{1.9}{8.6}$	$\frac{3.7}{5.2}$	$\frac{8.4}{2.8}$				
Veronica longifolia	$\frac{2.4}{5.2}$	$\frac{5.2}{9.0}$	$\frac{6.5}{8.9}$	$\frac{4.3}{4.6}$				
Lathyrus pratensis					$\frac{1.9}{6.5}$	$\frac{17.2}{14.7}$	$\frac{17.1}{6.6}$	$\frac{7.1}{1.5}$
Vicia cracca	$\frac{5.1}{3.3}$	$\frac{5.9}{0.2}$	$\frac{9.3}{0.2}$	$\frac{19.9}{\text{—}}$				

Примечание. Здесь и в табл. 4 в числителе — косимый, в знаменателе — некосимый варианты.

что смена растительности на таких участках происходит в том случае, если паводок захватывает период интенсивного отрастания побегов псаммофильных злаков и после схода воды долгое время сохраняется корочка наилка. В 1981 г. началось восстановление коренных сообществ (Титов, Нескрябина, 1982). В 1982 г. масса *Festuca valesiaca* на пр. пл. 8 уже превысила 10% общей массы травостоя.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение видов (процент от общей массы травостоя), доминирующих в осоково-мятликово-пырейном (пр. пл. 6) и ковыльно-типчаковом (пр. пл. 9) сообществах

Вид	Пр. пл. 6				Пр. пл. 9			
	1979	1980	1981	1982	1979	1980	1981	1982
Agropyron pectinatum					$\frac{25.2}{28.1}$	$\frac{13.7}{34.9}$	$\frac{12.5}{39.6}$	$\frac{10.3}{34.0}$
Alopecurus pratensis	$\frac{2.8}{3.2}$	$\frac{25.0}{16.8}$	$\frac{13.1}{10.8}$	$\frac{7.4}{8.1}$				
Elytrigia repens	$\frac{60.0}{52.3}$	$\frac{46.6}{52.2}$	$\frac{54.6}{48.0}$	$\frac{54.6}{39.4}$				
Festuca valesiaca					$\frac{24.2}{23.6}$	$\frac{28.2}{20.9}$	$\frac{38.6}{26.5}$	$\frac{26.4}{14.4}$
Poa angustifolia	$\frac{5.1}{6.0}$	$\frac{4.4}{16.1}$	$\frac{7.0}{18.3}$	$\frac{12.0}{27.5}$				
Stipa borysthenica					$\frac{31.3}{19.8}$	$\frac{11.6}{7.2}$	$\frac{13.8}{8.1}$	$\frac{37.3}{15.0}$
Carex praecox	$\frac{3.9}{8.4}$	$\frac{9.5}{6.2}$	$\frac{10.8}{8.3}$	$\frac{10.1}{20.3}$				
Artemisia marschalliana					$\frac{1.3}{6.2}$	$\frac{15.9}{7.9}$	$\frac{7.5}{6.3}$	$\frac{7.9}{7.0}$
Eryngium planum	$\frac{4.1}{4.1}$	$\frac{7.9}{4.2}$	$\frac{6.2}{0.6}$	$\frac{2.6}{0.5}$				
Galium ruthenicum	$\frac{8.9}{9.8}$	<1	<1	<1	$\frac{5.5}{5.8}$	$\frac{5.0}{1.9}$	$\frac{17.8}{8.8}$	$\frac{11.2}{8.2}$
Rumex thyrsiflorus	$\frac{4.9}{}$	$\frac{4.7}{1.6}$	$\frac{3.3}{6.1}$	$\frac{3.3}{1.5}$				

В ковыльно-типчаковом сообществе на пр. пл. 9 зарегистрировано 46 видов, из них 27% встречались только один раз. Продуктивность травостоя колебалась в пределах 51—138% от среднего значения за годы наблюдений. В засушливый 1979 г. урожай был близким к среднемноголетнему, очевидно, за счет подпитывания почвы паводковыми водами, сохранявшимися в окрестностях пробной площади до конца мая. Минимальный урожай отмечен в засушливый 1981 г. с кратковременным и ранним паводком (табл. 2). В этот год в сообществе появилось больше, чем в другие, сорных видов и представителей степного разнотравья, а масса злаков снизилась по сравнению с 1980 г. у овсяницы желобчатой в 1.5, ковыля днепровского — в 2, пырея гребенчатого — в 2.5 раза. Относительное участие доминирующих в сообществе злаков изменялось менее резко (табл. 4).

Таким образом, травяные сообщества поймы р. Хопер являются сменнодоминантными фитоценозами, весьма неустойчивыми по видовому составу и продуктивности. Активный перенос вешними водами семян и других зачатков растений способствует потенциально широкому видовому разнообразию различных типов травяных сообществ поймы. Однако на разных элементах ландшафта поймы идет экотопический отбор видов по экологическим группам. Этот процесс типичен для пойм и важен в формировании структуры пойменной растительности (Еленевский, 1939; Шенников, 1941; Работнов, 1973, 1974). Вместе с тем доминанты сообществ являются фактором, ограничивающим распространение в данном экотопе видов, экологический оптимум которых несколько смещен относительно доминантов. Например, *Galium ruthenicum*, предел распространения которого по шкале увлажнения соответствует 28—57 ступеням (Раменский и др., 1956), может успешно произрастать в экотопах с увлажнением в 70—

80 ступеней, но только в годы, когда доминирующая здесь группа мезогидрофитов испытывает угнетение. Значение биотических факторов в отборе видов особенно повышается на лугах высокого уровня, где ярче выражено доминирование видов одной и близких экобиоморф.

Реакция сообществ на заповедный режим и сенокошение

Массивы лугов, на которых заложены пробные площади, различаются по режиму использования. Настоящие пойменные луга, где заложены пр. пл. 1—4, много лет ежегодно скашивались, а участки остепненных лугов и псаммофитных степей, где расположены пр. пл. 6—9, последние 15 лет находились в заповедном режиме. Таким образом, изменения растительности на опытных вариантах стационарных участков за период 1978—1982 гг. произошли в одном случае в результате заповедования, в другом — в результате ежегодного скашивания травостоев.

В 1978 г. коэффициенты общности флористического состава на участках, выделенных под косимые и некосимые варианты, на всех пробных площадях были $\geqslant 90\%$. В последующие годы коэффициенты значительно снизились, особенно на пр. пл. 4, 9, где также заметно уменьшилось число видов на некосимых вариантах (табл. 5).

ТАБЛИЦА 5

Коэффициенты общности флористического состава (Ко. %) и среднее число видов на косимых и некосимых вариантах стационарных участков в 1979—1982 гг.

№ пробной площади	Ко, %				Число видов	
	1979	1980	1981	1982	косимый	некосимый
1	88.0	91.0	86.9	82.1	35	32
4	84.5	74.0	77.6	70.9	40	34
6	75.0	83.0	76.0	74.0	17	15
9	84.6	76.0	66.6	67.9	31	25

На настоящих пойменных лугах в условиях заповедного режима снизилась в урожае доля злаков и бобовых, увеличилось участие осок и в меньшей степени — разнотравья (рис. 1). Среди доминантов также произошли соответствующие изменения: увеличилась фитомасса крупных осок, но снизилась масса осоки ранней, пырея ползучего и мятлика узколистного, горошка мышиного и чины луговой. На пр. пл. 4 заметно возросла в урожае доля крупностебельного разнотравья (табл. 3). При скашивании остепненного луга (пр. пл. 6) масса верховых злаков не изменилась, лишь увеличилась в 2 раза масса мятлика узколистного и осоки ранней. В ковыльно-типчаковом сообществе (пр. пл. 9) на косимом варианте увеличилась масса всех доминантов (кроме пырея гребенчатого) примерно в равной степени (табл. 4), поэтому соотношение ботанических групп на пр. пл. 6, 9 в результате сенокошения не изменилось.

В условиях заповедного режима увеличивается высота и изменяется вертикальная структура травостоев: зона максимального запаса фитомассы перемещается вверх по профилю на 10—20 см (рис. 2). На заповедных участках настоящих пойменных лугов возрастает мозаичность сообществ: в 1982 г. истинное покрытие травостоя на метровых площадях здесь колебалось от 10 до 80, а на косимых участках — от 70 до 80%. Увеличение мозаичности сообществ происходит в результате разрастания клонов крупных осок и некоторых видов крупностебельного разнотравья, угнетения или выпадения из сообществ видов, составляющих нижние ярусы травостоев, а также вследствие землеройной деятельности водяной полевки, численность которой выше на заповедных участках. Скашивание травостоев на лугах высокого уровня не привело эа 5 лет к изменению мозаичности сообществ.

В условиях заповедного режима везде, кроме остепненных лугов на прирусловых валах, снижается плотность побегов (рис. 3). Средний урожай зеленой массы в изученных сообществах при разных режимах их использования раз-

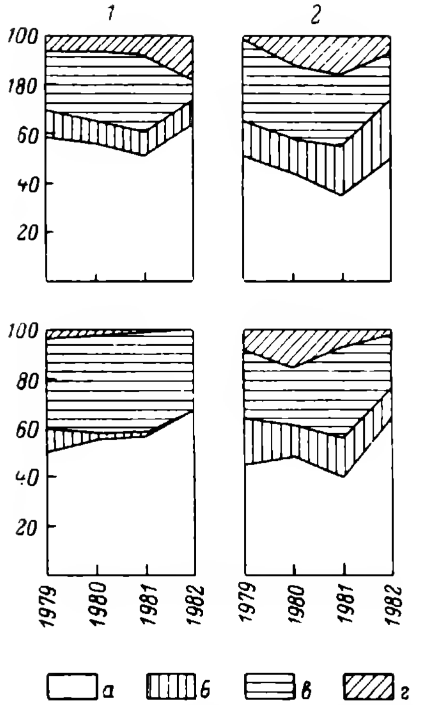


Рис. 1. Соотношение ботанических групп растений (процент от урожая надземной фитомассы) в крупноразнотравном сообществе с осокой лисьей (*1*) и в лисохвостно-крупноразнотравном сообществе с осокой ранней (*2*) в 1979—1982 гг.

Верхний ряд — на косимых, *нижний* — на некосимых участках; *а* — разнотравье, *б* — злаки, *в* — осоки и ситник, *г* — бобовые.

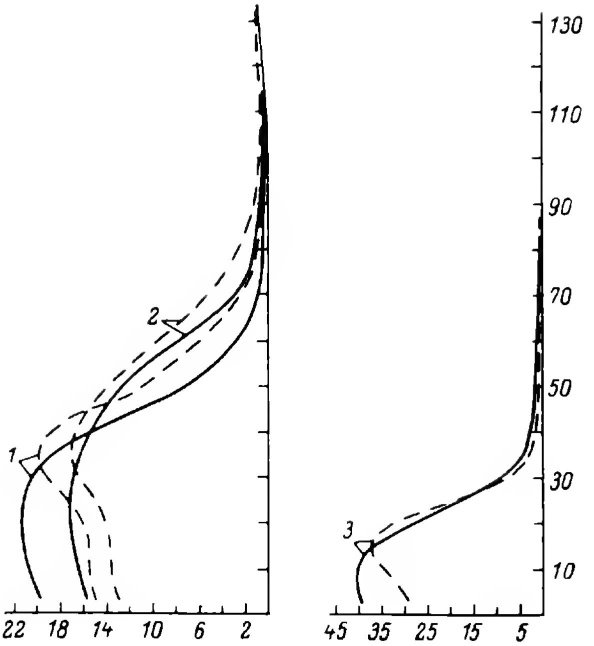


Рис. 2. Вертикальное распределение надземной фитомассы (процент) в крупноразнотравном с осокой лисьей (*1*), лисохвостно-крупноразнотравном с осокой ранней (*2*) и осоково-мятликово-пырейном (*3*) сообществах.

Сплошные линии — на косимых, *штриховые* — на некосимых участках; *по оси абсцисс* — фитомасса, %; *по оси ординат* — высота растений, см.

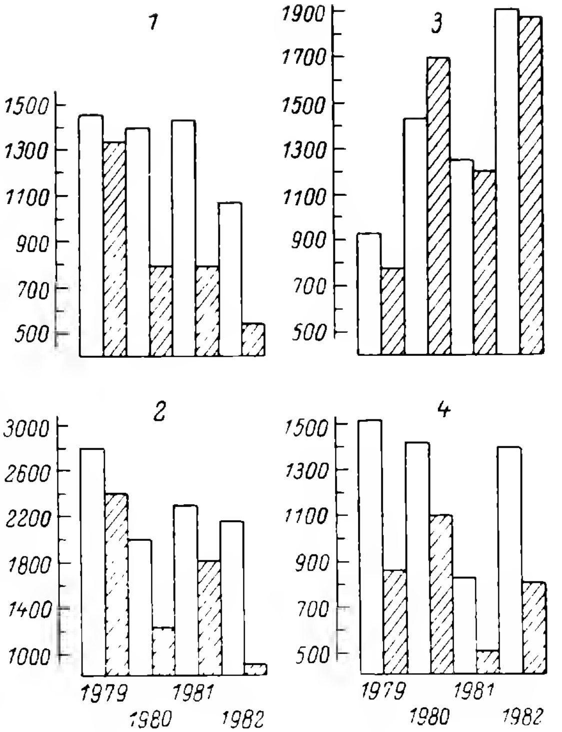
личается незначительно, хотя разногодичные колебания урожая выражены сильнее на заповедных участках (табл. 2).

Изменения в составе и структуре рассмотренных сообществ при разных режимах их использования обусловлены реакцией видов на накопление ветоши и скашивание. Запасы ветоши на некосимых участках составили в среднем 83—125 г/м^2, или 18—44% от общей массы травостоя, что в 1.5—3 раза больше, чем на косимых. При заповедном режиме на долгопоемных лугах (пр. пл. 1) запасы ветоши ежегодно возрастали, на других типах лугов масса ветоши сильно варьировала, увеличиваясь обычно в годы, следующие за высокоурожайными, в засушливые годы (на пр. пл. 6, 9) и в 1982 г., когда некоторые участки (пр. пл. 4, 6) не заливались водой (табл. 1, 2).

Более сильное воздействие ветошь оказывает на растительность настоящих пойменных лугов: она снижает освещенность поверхности почвы до 1.5—5.0% от полной, что приводит к ингибированию процесса кущения и, следовательно, побегообразования у многих видов, уменьшает физическое испарение влаги с поверхности почвы. В результате в период интенсивного роста трав влажность верхних горизонтов почвы на некосимых вариантах оказывается выше, чем на косимых (табл. 6). Слой ветоши ингибирует семенное возобновление, задерживает на несколько дней отрастание побегов у многих видов, но способствует лучшему росту выживших побегов за счет возврата в почву питательных веществ и улучшения водоснабжения растений. В 1982 г. на пр. пл. 1, 4 средний вес цветущих побегов у *Carex vulpina*, *C. praecox*, *Alopecurus pratensis*, *Inula salicina*, *Galium physocarpum*, *Gratiola officinalis* был на 30—85% больше на некосимых участках, чем на косимых. Очевидно поэтому продуктивность травостоев мало отличалась при разных режимах использования лугов.

Рис. 3. Плотность живых побегов (шт/м^2) в период максимального развития травостоев в крупноразнотравном с осокой лисьей (*1*), лисохвостно-крупноразнотравном с осокой ранней (*2*), осоково-мятликово-пырейном (*3*), ковыльно-типчаковом (*4*) сообществах.

Светлые столбики — на косимых, *со штриховкой* — на некосимых участках.



Ежегодное скашивание травостоев препятствует накоплению ветоши, стимулирует кущение злаков и видов нижних ярусов, но угнетает крупностебельные виды разнотравья и осок, что приводит к усилению роли злаково-бобовых компонентов в сообществах. Явление смены разнотравных и осоковых луговых сообществ при сенокошении на злаковые и бобово-злаковые отмечено в поймах разных рек (Игошина, 1930; Вершинин, 1961).

Сообщества высокого уровня (пр. пл. 6, 9) имеют разреженные низкопродуктивные травостои, поэтому ветоши здесь накапливается меньше, она быстрее достигает поверхности земли и не оказывает такого влияния на гидротермический режим поверхностных слоев почвы, как ветошь на настоящих пойменных лугах. В 1981 г. перед скашиванием травостоев освещенность поверхности почвы на пр. пл. 9 составила в некосимом варианте 50.9, в косимом — 44.6%, на пр. пл. 7 — соответственно 37.2 и 32.4%; влажность почвы на косимых вариантах этих участков оказалась выше, чем на некосимых (табл. 6). Разница в высоте и весе побегов у доминантов на пр. пл. 6—9 в условиях заповедного режима и при скашивании оказалась несущественной.

Под влиянием скашивания в ковыльно-типчаковом сообществе активизируется кущение и увеличивается масса почти всех доминантов, кроме пырея гребенчатого (табл. 4), и возрастает видовое разнообразие за счет видов, имеющих иной ритм сезонного развития и относящихся к другим экобиоморфам, чем доминирующие злаки.

Первичные луга, формирующиеся в условиях сильных проносов вешних вод и отложения грубого наилка (пр. пл. 6), оказываются наиболее устойчивыми при разных режимах их использования. Это можно объяснить жестким экотопическим отбором видов, слабой активацией кущения при скашивании длиннокорневищных злаков (Смелов, 1966; Работнов, 1974) и разрушением

ТАБЛИЦА 6

Запасы влаги (мм) в верхних горизонтах почв на стационарных участках

	Пр. пл. 1	Пр. пл. 2	Пр. пл. 4				Пр. пл. 7	Пр. пл. 9
	19.06	1.07 *	25.06 *	30.06 *	21.06	4.07	22.06 *	6.06
Косимый	76.3	43.9	54.5	46.3	51.8	81.7	13.3	7.8
Некосимый	88.3	52.0	60.4	52.9	60.5	96.2	10.0	5.2

Примечание. Звездочкой отмечены данные 1981 г. для слоя почвы 0—20 см; остальные данные 1982 г. для слоя почвы 0—30 см.

и выносом с территории ветоши паводковыми водами. Скашивание травостоя здесь привело к заметному снижению участия в сообществе только мятлика узколистного (табл. 4).

Заключение

Пойменные травяные сообщества в Хоперском государственном заповеднике имеют богатый флористический состав (более 200 видов высших цветковых растений, из них 13 — редких для средней полосы европейской части СССР), хорошую сохранность (Цвелев и др., 1982), отличаются по видовому составу от пойменных лугов Оки (Работнов, 1973) и более галофитных сообществ поймы Нижнего Дона (Номоконов, 1973; Путилин, 1978), являются источником генофонда ценных кормовых растений и должны быть сохранены.

Травяные сообщества поймы р. Хопер — весьма динамичные экосистемы. Видовой состав, соотношение доминантов и продуктивность лугов низкого и среднего уровней определяются высотой подъема вешних вод и продолжительностью паводков, а сообществ высокого уровня — погодными условиями в мае—июне. Продуктивность лугов низкого уровня снижается в годы с продолжительными паводками, лугов среднего уровня — в годы с низкими и кратковременными паводками, остепненных лугов прирусловых валов и псаммофитных сообществ — при засухе в мае—июне. Продолжительное затопление участков с псаммофитными степями может привести к реверсии сукцессии растительности до начальной сорно-бурьянной стадии. Эти выводы следует учитывать при ежегодном планировании объема заготовок сена в заповеднике.

В условиях заповедного режима наиболее устойчивыми оказываются первичные луга прирусловых валов и активных зон сегментов поймы с сильными проносами воды и отложением грубого наилка. Основные массивы этих лугов находятся в центральной труднодоступной части заповедника и их можно не скашивать. Псаммофитно-степные сообщества, расположенные на склонах и размывах надлуговой террасы, составляют незначительную часть травяной растительности поймы, но содержат ряд редких для территории заповедника видов. Для сохранения видового разнообразия этих сообществ их следует периодически скашивать.

Наибольшие изменения в условиях заповедного режима происходят на заболоченных и настоящих пойменных лугах низкого и среднего уровней: обедняется видовой состав, повышается роль в сообществе крупностебельных осок и видов разнотравья, снижается плотность побегов, сильно изменяется вертикальное и горизонтальное сложение сообществ, уменьшается кормовая ценность травостоев. При длительном заповедовании такие луга заболачиваются или зарастают лесом. За последние 35 лет общая площадь настоящих пойменных лугов в заповеднике сократилась в 1.5 раза; одна из причин этого явления — прекращение сенокошения. Чтобы сохранить эти красочные луга, их нужно скашивать.

ЛИТЕРАТУРА

Бирюков В. И., *Ланьшин А. С.*, *Степин В. В.* Методика и опыт количественной оценки погодных и гидрологических явлений в Хоперском заповеднике за период 1939—1971 гг. — В кн.: Дубравы Хоперского заповедника, ч. 1. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976, с. 31—55. — *Вершинин И. Г.* Заливные луга р. Енисей в Игарском районе и приемы их использования и улучшения. — Тр. Науч.-иссл. ин-та с. х. Крайнего Севера, 1961, т. 10, с. 251—298. — *Еленевский Р. А.* Некоторые данные о пойме р. Белой. — Хозяйство Башкирии, 1939, вып. 5, с. 1—42. — *Игошина К. Н.* Растительность северной части Верхнекамского округа. — Тр. Биол. науч.-иссл. ин-та при Пермск. гос. унив., 1930, т. 3, вып. 2, с. 73—176. — *Красовская С. А.* Динамика зарастания водоемов поймы реки Хопра высшей водной растительностью. — Тр. Хопер. гос. заповедн., 1959, вып. 3, с. 17—42. — *Лавренко Е. М.* Степи. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 203—272. — *Липатова В. В.* Растительность пойм. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 346—372. — *Номоконов Л. И.* Опыт комплексного стационарного изучения природных биогеоценозов в пойме Нижнего Дона. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 4, с. 473—483. — *Печенюк Е. В.* Редкие водные растения Хоперского государственного заповедника. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 647—651. — *Путилин А. П.* Эколого-биологический состав флоры. — В кн.: Биогеоценозы в пойме Нижнего Дона. Ростов: Изд-во Рост. ун-та, 1978, с. 47—51. — *Работнов Т. А.* Влияние удобрений на луговые растения и луговые фитоценозы. М.: Наука, 1973. 178 с. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с. — *Раменский Л. Г.*, *Цаценкин М. А.*, *Чижов О. И.*, *Антипин Н. А.*

Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Смелов С. П.* Теоретические основы луговодства. М.: Колос, 1966. 368 с. — *Титов Ю. В.*, *Нескрябина Е. С.* Влияние весенних наводков на динамику степной растительности в пойме р. Хопер. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1385—1390. — *Цвелев Н. Н.*, *Нескрябина Е. С.*, *Печенюк Е. В.* Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском государственном заповеднике. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 713—721. — *Шаталов В. Г.* К вопросу о состоянии и восстановлении пойменных дубрав Хопра. — В кн.: Дубравы Хоперского заповедника, ч. 2. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1976, с. 32—47. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.
Хоперский государственный заповедник.

Получено 22 III 1983.

SUMMARY

The dynamics of composition, structure, and productivity of the herbaceous communities of the Hoper River flood plain in the Hoper state reserve was studied in 1978—1982. Biological productivity of the herbstands of different types of the flood plain communities varied within the limits of 8—55 metric centner/hectare. The productivity of typical flood plain meadows of low level is decreased in the years of continuing flood tides, whereas for the meadows of the middle level it is less in the years of low and short-lived floods; during the droughts in May-June is decreased for the stepped meadows of high level and the flood plain psammophytic communities. Primary stepped meadows of the river beds are most stable under reserve conditions. To preserve other types of the herbaceous communities of the flood plain, that is virtually the reserve of rare and valuable as fodder species, it is necessary to mow them down periodically.

УДК 58.006 : 581.526.53 (517.3)

Н. П. Гуричева, З. Г. Буевич, Р. В. Суховерко

ВЛИЯНИЕ ЗАПОВЕДНОГО РЕЖИМА НА БАЙКАЛЬСКОКОВЫЛЬНЫЕ СТЕПИ ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ (МНР)[1]

N. P. GURICHEVA, Z. G. BUYEVICH, R. V. SUKHOVERKO. THE EFFECT OF THE RESERVE REGIME UPON *STIPA BAICALENSIS* STEPPES OF EASTERN KHANGAY (MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC)

Анализ имеющихся материалов показал, что при установлении абсолютно заповедного режима на участке разнотравно-байкальскоковыльной степи возникает сложный резерватный процесс, включающий не только демутацию, но и изменение растительности под влиянием жизнедеятельности мелких землероев фитофагов, численность которых на заповедном участке значительно возрастает.

Байкальскоковыльные степи, широко представленные в Восточном Хангае на высотах 1700—1800 м над ур. м., являются зональным типом растительности для высотного пояса луговых степей и травяных лиственничников.

Анализ материалов, отражающих влияние заповедного режима на байкальскоковыльные степи, был предпринят с целью выявления сукцессионного статуса этих степей на территории горно-лесостепного стационара,[2] где проводились комплексные исследования Советско-Монгольской экспедиции. Это было необходимо для правильной интерпретации научных данных и уточнения возможностей их экстраполирования, поскольку растительность района подвержена значительному сельскохозяйственному воздействию и большей частью представлена антропогенными модификациями зональных типов сообществ. Подобные исследования в МНР ранее не проводились. Отдельные замечания по влиянию заповедного режима на растительность имеются в работах А. А. Юнатова (1950, 1954) и А. В. Калининой (1954).

Заповедование зональных типов растительности, в частности степей, ведет к нарушению естественного хода их динамики, вызывает специфические изменения в структуре. Единого мнения относительно природы возникающего резерватного процесса на абсолютно заповедных участках и механизмов, лежащих в его основе, нет. Многочисленные высказывания по этому поводу в отношении степной растительности можно свести к двум крайним суждениям. Согласно первому, в результате заповедования степей идет процесс «олуговения», ведущий к деградации («самовырождению») степей как типа, поэтому для поддержания степной растительности в равновесном состоянии необходим умеренный выпас (Пачоский, 1917; Лавренко, 1940, 1980; Евсеев, 1954; Семенова-Тян-Шанская, 1959, 1966, 1977, 1978; Быстрицкая и др., 1975, и др.). Согласно второму, в результате заповедования идет естественное восстановление (демутация) доагрикультурной степной растительности с дальнейшей стабилизацией структуры, не требующей для поддержания дополнительных антропогенных мероприятий (Дохман, 1956, 1968; Иванов, 1958; Короткова, 1964; Веденьков, Водопьянова, 1969; Красницкий, Дыренков, 1982, и др.).

---

[1] Работа выполнена на основании материалов, собранных авторами на горно-лесостепном стационаре Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР в 1970—1980 гг.

[2] Стационар располагался в предгорьях северного макросклона Восточного Хангая на территории сомона Тэвшрулзх (Архангайский аймак).

Резко расходятся мнения относительно реакции ковылей на заповедный режим. Сторонники процесса «олуговения» степей считают, что ценопопуляции ковыля и других дерновинных злаков, а также многих вегетативно-неподвижных их спутников в условиях заповедного режима стареют и выпадают, причем этот процесс ускоряется в результате сохранения в дерновинах растений мертвых остатков, продукты распада которых отрицательно действуют на оставшуюся живую часть растений и способствуют их гибели (Семенова-Тян-Шанская, 1977; Лавренко, 1980). Сторонники второго направления — демутации и стабилизации степей — предполагают, что снятие антропогенного пресса вначале ведет к естественному увеличению биомассы ковылей (веса, высоты, диаметра дерновины) и продолжительности жизни особей, повышению их генеративности, что в дальнейшем приводит к увеличению количества их всходов и далее к стабилизации (нормализации) ценопопуляции ковыля (Каменецкая, 1952; Голубева, 1966; Дохман, 1968).

Хотя для каждого региона резерватный процесс несомненно имеет свои особенности, в динамике степной растительности на заповедных участках выявляются общие тенденции. В частности, для восточно-европейских степей многие авторы отмечают, что на абсолютно заповедных участках наблюдаются накопление ветоши и образование мощного слоя подстилки; уменьшение видового разнообразия растительного сообщества; разрастание корневищных злаков и некоторых вегетативно подвижных представителей разнотравья; угнетение типчака и тонконога; сокращение численности раноцветущих растений (эфемеров и эфемероидов); исчезновение мхов на большей части участка; разрастание кустарников; увеличение пятнистости растительности.

При анализе материалов, собранных в степях Восточного Хангая, мы попытались выявить особенности резерватного процесса для байкальскоковыльных степей и сопоставить результаты наших исследований с данными, полученными для других степей, частично указанными выше.

Характеристика места исследований

Наблюдения проводили на стационарном участке площадью в 1 га, расположенном на склоне северо-восточной экспозиции на высоте 1720—1740 м над ур. м. Основная площадь участка (80%) занята разнотравно (*Potentilla tanacetifolia*)[3]-типчаково (*Festuca kryloviana*)-байкальскоковыльным (*Stipa baicalensis*) и разнотравно (*Potentilla tanacetifolia*, *Sanguisorba officinalis*)-байкальскоковыльным с *Dasiphora fruticosa* сообществами, развитыми на горных среднесуглинистых черноземах. Кроме того, на щебнистых местообитаниях, занимающих около 20% площади участка, здесь представлены также типчаково (*Festuca lenensis*)-петрофитноразнотравная (*Arenaria capillaris*, *Androsace incana*, *Artemisia commutata*) и осочково (*Carex pediformis*)-петрофитноразнотравная с *Stellera chamaejasme* группировки, имеющие своеобразную форму медальонов.

Фитоценотические параметры байкальскоковыльного сообщества

Общее число видов	90
Видовая насыщенность (на 100 м^2)	25—52
Густота стояния травостоя, экз./м^2	359 (527)
Общее проективное покрытие, %	90 (95)
Истинное покрытие, %	30 (32)
Вертикальное сложение	
Высота подъярусов, см	
I	55—80
II	25—40
III	5—20

---

[3] Латинские названия растений даны по И. А. Губанову («Флора Восточного Хангая», 1983).

Количественный состав жизненных форм

Кустарников	1
Полукустарничков	1
Одно- и двулетних трав	10
Многолетних трав.	78
из них дерновинных	10 (13%)
корневищных	23 (29%)
стержнекорневых	34 (44%)
кистекорневых	8 (10%)
со специализированными подземными побегами	3 (4%)

Заповедный режим на участке был установлен в июне 1970 г. При анализе изменений в структуре растительности в результате 10-летнего абсолютно заповедного режима были использованы данные геоботанических описаний, фенологических наблюдений, учета динамики продуктивности фитоценоза и данные крупномасштабного картирования.

Результаты и их обсуждение

Анализ геоботанических описаний. Общие описания участка проводили ежегодно. Данные, касающиеся флористического состава, позволяют с уверенностью сказать, что сокращение общего числа видов за 10-летний период заповедования не произошло. Наоборот, в описаниях 1979—1980 гг. отмечены два новых вида — мезофил *Myosotis suaveolens* и лугово-степной вид *Anemone sylvestris*. Во все предыдущие годы число видов равнялось 90. К 1979—1980 гг., т. е. на 9—10-й год заповедования, заметно повысилась «разнотравность» участка, что выразилось в увеличении обилия и более широком распространении по участку таких ксеромезофильных видов (первоначально обильных только в нижней части склона), как *Valeriana alternifolia*, *Phlomis tuberosa*, *Sanguisorba officinalis*, а также *Silene repens*, *Carum buriaticum*. В их распределении отчетливо проявилась пятнистость, что в большинстве случаев объяснялось концентрацией этих видов на норах грызунов, количество которых значительно возросло. Это отчетливо выявилось при крупномасштабном картировании участка. Повысилась закустаренность участка за счет увеличения обилия *Dasiphora fruticosa*, которая заметно «расширила» ареал, продвинувшись вверх по склону. Возросло также число «рыхлых» кустов *Dasiphora*.

При сравнении геоботанических описаний разных лет было отмечено сокращение обилия (с cop в 1972 г. до sol-un в 1980) малолетников, таких как *Halenia corniculata*, *Euphrasia tatarica* и ряда видов рода *Gentiana* (*G. amarella*, *G. squarrosa*, *G. barbata*). Однако, вероятно, это следует связывать не только с заповедованием, но и с обычными для этих районов погодными флуктуациями, особенно если учесть, что сезон 1980 г. был экстремально жарким и сухим. К тому же обилие, например, *Halenia corniculata* еще в 1977 г. было достаточно высоким, особенно на экотонных (пограничных с петрофитными местообитаниями) участках, что хорошо выявилось при крупномасштабном картировании.

Заметно сократилась за рассматриваемый период численность бобовых растений и стеллеры карликовой. Особенно резко это проявилось у многолетника *Oxytropis myriophylla*: на постоянных фенологических площадках (1×4 м^2) число особей данного вида наибольшим было в 1972 г. (11 экз.), в 1980 г. этот вид на площадках вообще отсутствовал. Исчезновение указанных видов несомненно связано с последствиями установления заповедного режима на участке, но, вероятнее всего, роль «заповедности» в данном случае не прямая, а как бы опосредована через усиление жизнедеятельности поедающих эти виды животных-фитофагов, численность которых на заповедном участке значительно возросла, о чем более подробно будет сказано ниже.

Отмечавшиеся в описаниях разных лет небольшие колебания в оценках высотной ярусности сообщества были в пределах возможных погодичных колебаний этого параметра.

Явно выраженные тенденции в изменении показателей общего проективного покрытия и истинного покрытия не наблюдались. Величины этих показателей сохранялись в пределах естественных погодных флуктуаций: 90—95% (с учетом ветоши) — для общего и 30—32% — для истинного покрытия. Надо отметить, что на территории заповедного участка в разных его частях проективное покрытие изначально было различным из-за первичной неоднородности субстрата.

Таким образом, данные анализа геоботанических описаний в отношении флористического состава за 10-летний период заповедования говорят о повышении разнотравности, закустаренности участка, что свидетельствует об общем небольшом, но все же увеличении мезофитности условий и травостоя на заповедном участке. Это согласуется с высказываниями многих авторов, однако уменьшение на заповедном участке видового разнообразия сообществ, на что указывают некоторые исследователи для восточно-европейских степей, в байкальскоковыльных степях МНР не отмечено.

Данные фенологических наблюдений. Фенологические исследования на участке проводились ежегодно: в 1971—1975 и в 1980 гг., помимо общих наблюдений на всей площади заповедного участка, учет фенологического состояния растений проводился также на постоянных площадках (1×6 м^2); в 1976—1979 гг. отмечали только общее фенологическое состояние заповедного участка в целом. Таким образом, имеющиеся материалы позволяют проследить за ходом развития сообщества на протяжении 11 лет. В отдельные годы дополнительно проводили наблюдения за развитием байкальскоковыльного сообщества за пределами стационарного участка, т. е. в условиях умеренного выпаса.

Анализ фенологических материалов показал, что, помимо погодичных флуктуаций, связанных со свойственным данному району очень изменчивым режимом погоды, отчетливо прослеживаются определенные тенденции к изменению общего хода фенологического развития сообщества, которые можно объяснить лишь изменениями микроклиматических условий на участке. Так, было отмечено снижение числа раноцветущих видов растений (табл. 1). Подсчеты на 4 м^2 показали, что число особей таких видов, как *Pedicularis rubens*, *Senecio integrifolius*, к 1980 г. постепенно сокращалось.

ТАБЛИЦА 1

Число особей некоторых характерных видов в разные годы (на 4 м^2)

Вид	Годы				
	1971	1972	1973	1974	1980
Oxytropis myriophylla	5	11	2	2	0
Pedicularis rubens	12	20	8	9	6
Senecio integrifolius	—	30	22	15	3
Stellera chamaejasme	28	44	29	—	3
Potentilla tanacetifolia	47	40	29	26	44
Adenophora stenanthina	13	14	12	13	5
Scabiosa comosa	6	10	9	11	8
Scutellaria scordiifolia	9	8	14	—	6

Примечание. Тире означает отсутствие данных.

Отмечается также явное запаздывание начала цветения у группы раннелетнецветущих видов (*Arenaria capillaris*, *Pedicularis rubens*, *Oxytropis myriophylla*). Разница в сроках зацветания равнялась 5—10 дням. Но в связи с этим нужно отметить, что для данного байкальскоковыльного участка вообще характерны позднее начало и большая длительность вегетации у растений, а такие виды, как *Potentilla tanacetifolia*, *Dasiphora fruticosa*, *Scabiosa comosa*, *Heteropappus hispidus*, *Lomatogonium carinthiacum*, могут уйти под снег в цветущем состоянии.

Таким образом, положение о том, что при заповедовании наблюдается снижение числа раноцветущих растений, нашими данными подтверждается лишь отчасти, с оговоркой, что идет снижение не числа видов, а снижение численности особей некоторых видов. Только для раннелетних растений подтверждается и тезис о сдвиге начала цветения и общего периода развития на более поздние сроки.

Состояние плотнодерновинных растений. Как отмечалось выше, большое значение для характеристики изменений, происходящих на заповедных территориях, имеет состояние плотнодерновинных растений. На нашем стационарном участке основными ценозообразователями, как уже упоминалось, являются *Stipa baicalensis*, *Festuca kryloviana*, *Carex pediformis*. Сравнительный анализ оценок обилия и покрытия (данные описаний за 1970—1980 гг.), численности особей на 1 $м^2$ и трансектах, размеров дерновин (данные 1976—1978 гг.) и величин биомассы этих плотнодерновинных растений, полученных при заповедном и настбищном режимах, показал, что уменьшение их роли на заповедном участке не происходит. Наоборот, наблюдается увеличение их численности, в основном за счет числа молодых особей. Так, в 1978 г. по сравнению с 1976 г. на заповедном участке наблюдалось увеличение числа особей у *Stipa baicalensis* и *Festuca kryloviana* приблизительно в 2, у *Carex pediformis* — в 4 раза. Сопоставление данных 1978 г. (8-й год заповедования) на заповедном участке и на выпасаемой территории показало, что на заповедном участке численность на 1 $м^2$ *S. baicalensis* была приблизительно в 1.5 раза больше, *F. kryloviana* и *C. pediformis* — в 2. Величина надземной фитомассы, по данным 1979 г., у видов на заповедном участке также была выше: для *S. baicalensis* почти на 15, *C. pediformis* — на 25%, для *F. kryloviana* цифры были приблизительно равными. При этом соотношение между различными фракциями фитомассы было почти одинаковым при разных режимах.

Таким образом, наши материалы не подтверждают данных, полученных в степях Центрально-Черноземного заповедника и заповедника Аскания-Нова, свидетельствующих о деградации ценопопуляций плотнодерновинных злаков на заповедных участках и о преобладании взрослых и стареющих особей в их ценопопуляции.

Динамика общей надземной фитомассы. Не подтверждается полностью и положение о том, что в процессе заповедования у дерновинных растений, особенно у ковылей, идет накопление значительного количества ветоши на корню, в силу чего происходит уменьшение количества зеленой фитомассы. Анализ данных, приведенных в табл. 2 и 3, позволяет сделать следующие выводы:

ТАБЛИЦА 2

Продуктивность надземной фитомассы разнотравно-байкальскоковыльного сообщества на заповедном и выпасаемом участках (г/м², %, возд.-сух. вес)

Год	Краткая характеристика погодных условий года	Общая надземная масса		Зеленая масса		Ветошь	
		заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый
1970	Теплый, осадки немного выше нормы	57.9		20.6/35.6		37.3/64.4	
1971	Осадки в норме, средний по теплу	54.7	—	23.1/42.2	—	31.6/57.8	—
1972	Осадки ниже нормы	65.6	53.5	19.3/31.1	22.9/42.8	46.3/68.9	30.6/57.2
1973	Холодный, влажный, осадки выше нормы	44.0	24.1	25.7/58.4	18.0/74.7	18.3/41.6	6.1/25.3
1974	Сухой, средний по теплу, норма осадков	47.0	—	14.0/29.8	—	33.0/70.2	—
1975	Сухой, осадки ниже нормы, теплый	35.5	23.7	18.2/51.3	15.0/63.3	17.3/48.7	8.7/36.7
1980	Очень сухой и жаркий	51.3	25.3	10.5/20.5	8.9/35.2	40.8/79.5	16.4/64.8

Примечание. Здесь и в табл. 3 прочерк означает отсутствие данных; числитель — фитомасса, $г/м^2$; знаменатель — процент от общей надземной фитомассы.

1) общие запасы фитомассы на заповедном участке, начиная с 1972 г., были во все годы наблюдений выше, чем на выпасаемой территории;

2) характер фракционного состава показывает, что разница эта определялась в первые годы заповедности заметным увеличением на участке роли дерновинных злаков и осоки, а также — обилия ветоши.

ТАБЛИЦА 3

Фракционный состав надземной фитомассы разнотравно-байкальскоковыльного сообщества на заповедном и выпасаемом участках — (г/м^2)/%, возд.-сух. вес)

Год	Злаки		Осоки		Бобовые		Разнотравье		Ветошь	
	заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый	заповедный	выпасаемый
1970	9.3/16.1		1.6/2.8		2.2/3.8		7.5/12.9		37.3/64.4	
1971	10.8/19.7	—	2.0/3.7	—	1.9/3.5	—	8.4/15.3	—	31.6/57.8	—
1972	11.1/17.9	7.5/14.0	2.3/3.7	2.7/5.0	0.7/1.1	0.6/1.1	5.2/8.4	12.1/22.6	46.3/68.9	30.6/57.2
1973	15.2/31.6	—	3.4/7.7	—	0.1/0.2	—	7.0/15.4	—	18.3/41.6	6.1/25.3
1974	5.7/12.1	—	1.7/3.6	—	0.4/0.9	—	6.2/13.2	—	33.0/70.2	—
1975	7.3/20.6	3.8/16.0	2.4/6.7	1.8/7.6	0.7/2.0	2.2/9.3	7.8/22.0	7.2/30.4	17.3/48.7	8.7/36.7
1980	4.5/8.8	2.7/10.7	2.1/4.1	1.3/5.1	0.2/0.4	0.3/1.2	3.7/7.2	4.6/18.2	40.8/79.5	16.4/64.8

Хотя с момента заповедования в травостое байкальскоковыльной степи наблюдалось довольно значительное количество ветоши (в 1970 г. — до 64%), относительное содержание ее в составе надземной фитомассы на заповедном участке во все годы наблюдений было выше, чем на выпасаемом. Это объясняется лучшим сохранением ветоши на корню при отсутствии пасущихся животных, механически обламывающих ее, что имеет место вне заповедного участка.

Факт увеличения общего объема фитомассы (см. также табл. 4) свидетельствует об имевшем место процессе демутации травостоя на всей территории заповедного участка в связи с улучшением условий существования после снятия пастбищного и сенокосного пресса. Это было заметно на глаз. Заповедный участок во все годы отчетливо выделялся на фоне окружающей выпасаемой территории более зеленым общим аспектом летом и более светлым (от обилия стоящей ветоши) — осенью и особенно весной;

3) количество зеленой массы и в известной мере общей надземной фитомассы заметно менялось по годам, причем эти колебания синхронно наблюдались и вне заповедного участка, что свидетельствует о зависимости динамики этих величин от погодичных колебаний гидротермических условий района, особенно от распределения осадков в течение сезона, т. е. отмеченные изменения относятся к категории погодичных флуктуаций. Каких-либо определенных тенденций в сторону уменьшения или увеличения этих величин нет;

4) в составе фитомассы заповедного участка заметно уменьшилась доля бобовых и увеличилось относительное участие осоки;

5) количество разнотравья на учетных площадках уменьшилось по сравнению с выпасаемой степью, но в целом на стационарном участке, как уже отмечалось, разнотравность повысилась (см. выше фенологические наблюдения). Местами разнотравье преобладает.

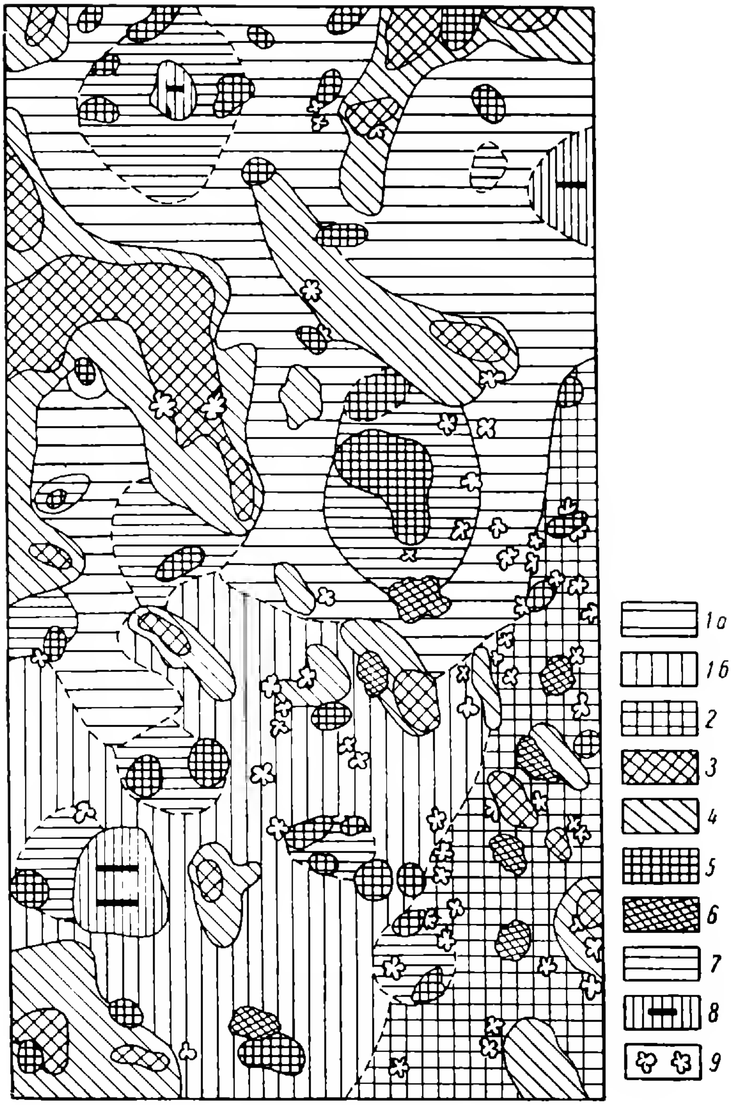
Таким образом, данные по динамике фитомассы свидетельствуют о том, что в настоящее время байкальскоковыльные степи горно-лесостепного стационара находятся в начальной стадии антропогенной деградации. Снятие антропогенного пресса ведет к демутации степей, что выражается в увеличении общей биомассы на заповедных участках; улучшении роста и развития плотнодерновинных злаков (ковылей, типчака) и осоки, что в свою очередь сказывается на увеличении относительной доли ветоши; уменьшении роли бобовых и разнотравья (локально).

Крупномасштабное картографирование. Стационарный участок был закартирован в 1977 г. в масштабе 1 : 500. Корректировка проведена в 1979 г. Крупный масштаб карты позволил выявить горизонтальную пестротность участка, в том числе все места, так или иначе затронутые деятельностью животных.

Как можно видеть на приведенной картосхеме (см. рисунок), пестрота участка значительна, причем в основном за счет зоогенных образований — зоофитохор.[4] Местами зоофитохоры (ЗФХ) занимают до 30% площади байкальскоковыльных сообществ.

---

[4] Зоофитохоры — участки биогеоценотического покрова, измененные жизнедеятельностью животных (Гуричева, Дмитриев, 1977; «Горная лесостепь . . .», 1983).



Фрагмент картосхемы заповедного участка разнотравно-байкальскоковыльной степи. Склон восточной экспозиции.

Фоновые сообщества: *1а* — осочково (*Carex pediformis*)-разнотравно (*Potentilla tanacetifolia*)-типчаково (*Festuca kryloviana*)-байкальскоковыльное; *1б* — то же с большим участием разнотравья (*Potentilla tanacetifalia, Trifolium lupinaster, Polygonum angustifolium*) и *Dasiphora fruticosa*; *2* — разнотравно (*Potentilla tanacetifolia, Trifolium lupinaster, Vicia amoena*)-байкальскоковыльное с *Dasiphora fruticosa, Festuca sibirica*; *3* — петрофитноразнотравно (*Potentilla sericea, Arenaria capillaris, Androsace incana, Artemisia commutata*) ⇄ типчаковое (*Festuca lenensis*); *4* — петрофитноразнотравно (*Potentilla sericea, Oxytropis myriophylla, Vicia cracca*)-осочково (*Carex pediformis*)-стеллеровое (*Stellera chamaejasme*), иногда с обилием *Halenia corniculata*. Зоогенные микрогруппировки: *5* — злаково-разнотравные (*Galium verum, Potentilla tanacetifolia, Elymus gmelinii, Bromopsis inermis, Schizonepeta multifida, Sanguisorba officinalis, Adenophora stenanthina* и др.); *6* — разнотравно-кустарниковые (дазифоровые) (*Schizonepeta multifida, Sanguisorba afficinalis, Valeriana alternifolia, Thalictrum minus*); *7* — разнотравные (*Echinops latifolius, Serratula centauroides, Sanguisorba officinalis, Thalictrum minus, Schizonepeta multifida* и др.); *8* — антропогенные микрогруппировки вокруг почвенных шурфов (*Dendranthema zawadskii, Scabiosa comosa, Potentilla tanacetifolia, Schizonepeta multifida*); *9* — отдельные кусты *Dasiphora fruticosa*. *Сплошной* линией показаны отчетливо выраженные границы, *штриховой* — нечеткие (размытые).

Проведенные одновременно с геоботаническими зоологические исследования по учету видового и количественного состава фитофагов-землероев показали, что заповедный участок населен предельно плотно. Всего на участке было отмечено 5 видов животных.[5] Доминирует узкочерепная полевка (Microtus gregalis, до 150 особей на 1 га), из других видов значительно участие даурской пищухи

---

[5] Данные П. П. Дмитриева (МГУ).

(Ochotona daurica) и забайкальского хомячка (Cricetulus pseudogriceus), китайской полевки (Lasiopodomys mandarinus), периодически обильна полевка-экономка (Microtus oeconomus) и др. В основном это мелкие землерои фитофаги, [6] ведущие подземно-надземный образ жизни, не впадающие в зимнюю спячку, а следовательно, продолжающие активно питаться зимой. Как правило, зимующие зверьки устраивают под ветошью своеобразные ниши и коридоры, а иногда гнезда на дерновинах растений. По имеющимся данным (Новиков, 1981), зимой индивидуальные участки отдельных особей (по сравнению с летним периодом) уменьшаются примерно в 2.5 раза, что соответственно увеличивает интенсивность воздействия животных на локальные участки территории; сокращается также разнообразие поедаемых растений, т. е. как бы увеличивается стенофагия животных.

По данным зоологов, численность животных на стационарном участке к 1979 г. увеличилась почти в 4 раза по сравнению с 1976 г.[7] В известной мере это увеличение связано с естественным подъемом численности указанных животных после имевшей место депрессии в их развитии. Однако одной из причин несомненно следует признать установление абсолютно заповедного режима на участке, особенно если учесть, что заповедный участок располагался среди выпасаемой и частично выкашиваемой территории и потому был особенно привлекательным для животных, находивших здесь естественную защиту от разрушающей деятельности человека (отсутствие сенокошения, выпаса скота) и хищников. [8]

Увеличение численности землероев безусловно не могло не отразиться на состоянии растительности участка. Так, визуально отмеченное в 1979—1980 гг. при фенологических наблюдениях повышение разнотравности и пятнистости в горизонтальном сложении растительности на заповедном участке несомненно явилось результатом жизнедеятельности грызунов, в первую очередь их роющей деятельности. Это хорошо подтвердилось при сопоставлении геоботанической картосхемы участка со схемой расположения нор и поселений животных, составленной зоологами. При этом повышение разнотравности отмечено именно на местах узловых ЗФХ или же других так или иначе нарушенных местах.

Далее анализ геоботанической картосхемы и описаний растительности разных типов ЗФХ и других мест, явно несущих следы нарушений, показал, что на них разрастаются в основном вегетативно подвижные виды разнотравья и корневищные злаки. Это дает основание предположить, что увеличение числа зоогенных нарушений на участке ведет н увеличению не только пятнистости покрова, но и численности вегетативно подвижных видов, в том числе корневищных злаков, в травостое заповедного участка.

На факт увеличения пятнистости травостоя, повышения разнотравности и разрастания ворневищных злаков на заповедных территориях указывают почти все исследователи, работавшие в степях. Однако при объяснении причин этого явления авторы за редким исключением (Дохман, 1956; Шеляг-Сосонко и др., 1982, и др.) очень мало обращали внимания на жизнедеятельность животных, роль которых, как показывают наши исследования в байнальскоковыльных степях МНР, в этом процессе очень велика, и в первую очередь это относится к жизнедеятельности землероев фитофагов.

Помимо громадного влияния роющей деятельности, большое воздействие на структуру (состав и горизонтальное сложение) растительности оказывает малозаметная на глаз трофическая деятельность животных. Как известно, кроме использования определенной части зеленой массы,[9] животные поедают плоды, семена, влияя тем самым на ход семенного возобновления, а также корни и другие подземные части растений и выгрызают (наиболее активно, вероятно, в зимне-весеннее время) сочные основания стеблей и листьев. Последнее чаще всего наблюдается у дерновинных злаков,[10] в результате чего происходит изменение внешнего облика дерновин. Они приобретают вид старых (сенильных) особей, так как животные выгрызают большей частью краевые и центральные части дерновин взрослых особей. Выгрызание корней, особенно при наличии узкой кормовой специализации у животных, ведет к своеобразной зоогенной регуляции возрастного состава ценопопуляций, поскольку обычно в пищу используются корни хорошо сформированных особей, как это было, например, отмечено у *Stellera chamaejasme* (Гуричева и др., 1983), в меньшей степени — у *Oxytropis myriophylla*, *O. nitens*, *Sanguisorba officinalis*.

---

[6] Кроме хомячков, которые, помимо семян, поедают насекомых.

[7] Данные Дмитриева.

[8] На возникновение местных миграций грызунов при установлении сенокосного режима указывают Г. И. Дохман (1968) и В. В. Кучерук (1976). По данным Красницкого и Дыренкова (1982), сенокошение вызывает сокращение численности животных в ≈36 раз.

[9] По данным Р. И. Злотина, К. С. Ходашовой (1974), Б. Д. Абатурова (1980), животными отторгается до 6—40% зеленой массы.

Сравнительный анализ структуры фитомассы на поселениях животных и вне поселений как на заповедном участке, так и в условиях выпаса показал, что в результате жизнедеятельности животных идет своеобразная коррекция процесса продуктивности, особенно синузии дерновинных злаков. Из данных табл. 4 видно, что на местах, связанных с жизнедеятельностью животных (ЗФХ), величина общего запаса надземной фитомассы намного выше, чем вне поселений животных. Ветоши больше на площадках вне ЗФХ, однако количество опада на ЗФХ намного выше, т. е. в местах жизнедеятельности животных явно идет локализация значительно большего количества фитомассы, чем вне ЗФХ. Это в свою очередь ведет к локальному изменению всего природного комплекса (т. е. локально меняются гидротермический режим почвы, микроклимат и т. д.), что отражается в увеличении неоднородности (пятнистости) растительности всего участка в целом. Этот процесс более активно протекает на заповедном участке, менее активно — на выпасаемых территориях (табл. 4), что позволяет сделать вывод, что заповедный режим как бы стимулирует его интенсивность.

На основании вышесказанного можно сделать следующий вывод: заповедный режим (10-летний) оказал определенное влияние на структуру растительности байкальскоковыльной степи, что выразилось в повышении продуктивности фитоценоза, увеличении общего количества фитомассы (по сравнению с выпасаемым участком); увеличении массы ветоши (как правило, за счет старой листвы и стеблей плотнодерновинных злаков, в основном ковыля); возрастании роли разнотравья, уменьшении численности бобовых и повышении закустаренности участка. Указанные изменения явились следствием естественной демутации байкальскоковыльной степи после снятия пастбищной и сенокосной нагрузки. Однако в процессе общей демутации степи на фоне естественного восстановления растительности на заповедном участке идет также процесс, связанный с усилением жизнедеятельности мелких животных-фитофагов, численность которых значительно возросла. В результате этого процесса в растительном покрове появляются признаки, которые легко могут быть истолкованы как «признаки деградации» степи. Это — повышение пестротности участка, пятнистость в распределении некоторых видов разнотравья, увеличение обилия вегетативно подвижных растений. Как показали проведенные исследования, перечисленные признаки есть прямое следствие усиления интенсивности роющей деятельности фитофагов.

Наблюдавшееся повышение интенсивности трофической деятельности этих животных привело к уменьшению зеленой массы злаков, снижению обилия некоторых видов разнотравья (особенно бобовых и таких видов, как стеллера карликовая), являющихся пищей животных, а также локальному накоплению биомассы, особенно к увеличению опада за счет снижения количества ветоши, подгрызаемой зверьками в зимне-весеннее время. Можно сказать, что так называемый процесс олуговения (деградации) степей на участках с абсолютно заповедным режимом, выражающийся в увеличении неоднородности (пятнистости) покрова, повышении его разнотравности, накоплении опада, по всей видимости, является сложным, в значительной мере зоогенно обусловленным процессом, в основе которого лежат трофическая и роющая деятельность фитофагов. Протекает он локальными «пятнами», особенно интенсивно на местах, затронутых деятельностью животных (ЗФХ). Его скорость и результативность во многом определяются интенсивностью воздействия животных. Увеличение последней может быть спровоцировано наличием антропогенного воздействия (сенокос, выпас) на растительность территории, окружающей заповедный участок.

---

[10] Это особенно отчетливо выявилось в 1979 г. при осмотре дерновин *Stipa baicalensis*, *Festuca kryloviana*, *F. sibirica*. У многих особей этих видов, особенно у растущих на ЗФХ, часть прошлогодней листвы легко можно было «снять» с дерновины в виде пучка, обнаружив под ним проплешины на местах погрызов с остатками свежей трухи.

Таким образом, изучение влияния абсолютно заповедного режима на структуру и продуктивность байкальскоковыльных степей Восточного Хангая показало, что в результате заповедования возникает сложный резерватный процесс, которому трудно дать однозначное определение. Это не процесс «олуговения» (самовырождения, деградации) и не только процесс демутации степей. Влияние режима заповедности на структуру фитоценоза только частично прямое (начало демутации), но в основном — косвенное, через изменение интерценотических взаимосвязей, усиленных в свою очередь воздействием сенокосно-пастбищного режима, установленного на окружающих заповедный участок территориях. В иных условиях, т. е. вне сенокосов и пастбищ, это воздействие, возможно, было бы менее эффективным. Для окончательного вывода относительно природы резерватного процесса в байкальскоковыльных степях нужны дальнейшие исследования с включением по крайней мере двух 11-летних природных циклов.

ТАБЛИЦА 4

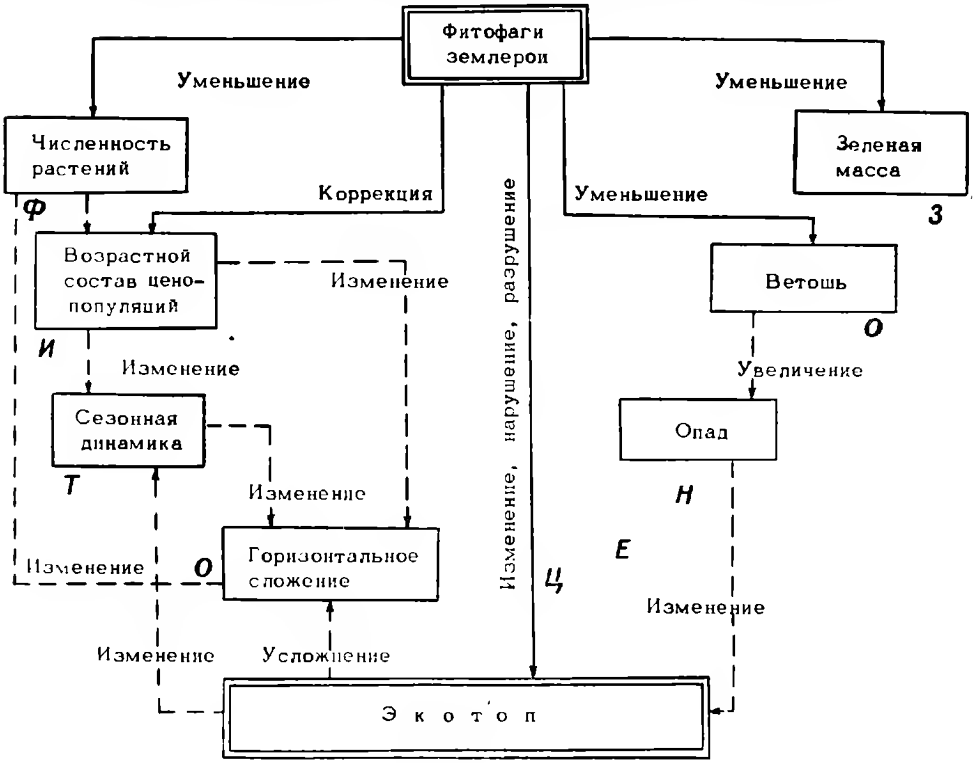
Влияние жизнедеятельности фитофагов-землероев на величину общего запаса и фракционный состав надземной фитомассы байкальскоковыльного сообщества (г/м^2, абс. сух. вес)

	Абсолютно-заповедный режим		Слабый выпас	
	на ЗФХ	вне ЗФХ	на ЗФХ	вне ЗФХ
Общий запас надземной фитомассы	405	236	230	204
Фракционный состав фитомассы				
Фитомасса текущего года				
злаки, осоки				
зеленая	58	82	45	69
желтая	19	26	8	17
разнотравье	18	11	8	18
Ветошь				
почерневшая	Нет	23	Нет	22
черная	37	46	29	32
Общий запас фитомассы текущего года	132	188	90	158
Опад				
желтый	32	Нет	19	Нет
почерневший	13	»	36	»
черный	35	18	31	11
очень старый	150	30		35
Труха (мелкие остатки пищи фитофагов)				
свежая	14	Нет	12	Нет
старая	29	»	42	»
Всего опада и трухи	273	48	140	46
Процентное участие фракций				
Ветоши от общего запаса фитомассы на корню	28	37	32	34
Опада и трухи от общего запаса надземной фитомассы	67	20	61	22

При экстраполяции данных, полученных на стационарных участках с заповедным режимом, следует раздельно учитывать изменения в растительном покрове чисто демутационного порядка, выделяя в особую категорию изменения в растительности, являющиеся результатом жизнедеятельности животных.

О сложности происходящего процесса на заповедном участке и роли в нем фитофагов-землероев дает представление прилагаемая схема.

Влияние землероев-фитофагов на растительность заповедного участка (сплошными стрелками показано прямое влияние, штриховыми — косвенное)



ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б. Д. Особенности трофических взаимодействий типа «фитофаги—растения» в экосистемах пастбищ. — В кн.: Фитофаги в растительных сообществах. М.: Наука, 1980, с. 31—42. — *Быстрицкая Т. Л., Осычнюк В. В., Генов А. П.* О роли почвы в сукцессионном процессе и формировании биологической продуктивности в условиях разнотравно-типчаково-ковыльной степи Приазовья. — В кн.: Почвенно-биологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1975, с. 34—71. — *Веденьков Е. П., Водопьянова В. Г.* Результаты изучения растительности заповедной степи Аскания-Нова: Тр. НИИ животноводства степных районов им. Иванова «Аскания-Нова», 1969, с. 92—96. — *Голубева И. В.* Возрастной состав и динамика численности популяций некоторых видов растений в разных условиях луговой степи: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1966. 20 с. — *Горная* лесостепь Восточного Хангая (МНР). Природные условия. М.: Наука, 1983. 190 с. — *Гуричева Н. П., Дмитриев П. П.* К методике учета гетерогенных единств растительного покрова при комплексном картографировании. — В кн.: V Всес. совещ. по классификации растительности: Тез. докл. Новосибирск, 1977, с. 23—24. — *Гуричева Н. П., Измайлова Н. Н., Слемнев Н. Н., Лхагвасурэн С.* *Stellera chamaejasme* (*Thymelaeaceae*) в степях Восточного Хангая. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 4, с. 453—463. — *Дохман Г. И.* Опыт фитоценологической трактовки генезиса северных степей. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 182—208. — *Дохман Г. И.* Лесостепь европейской части СССР. (К познанию закономерностей природы лесостепи). М.: Наука, 1968. 270 с. — *Евсеев В. И.* Пастбища Юго-Востока. Оренбург, 1954, 340 с. — *Злотин Р. И., Ходашова К. С.* Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем. М.: Наука, 1974. 200 с. — *Иванов В. В.* Степи западного Казахстана в связи с динамикой их покрова. М.; Л., 1958. 288 с. (Зап. Геогр. общ. СССР, нов. сер., т. 17). — *Калинина А. В.* Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики: Тр. Монгол. комис. АН СССР, 1954, вып. 60. 128 с. — *Каменецкая И. В.* Семенное возобновление растительности северной степи: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1952. 14 с. — *Короткова Е. И.* Динамика растительного покрова южнорусской степи по наблюдениям в Аскании-Нова: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1964. 14 с. — *Красницкий А. М., Дыренков С. А.* Сравнительная оценка луговых и степных экосистем, формирующихся при косимом и некосимом режимах заповедной охраны. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1982, т. 87, № 4, с. 102—109. — *Кучерук В. В.* Антропогенная трансформация окружающей среды и грызуны. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, № 2, с. 5—19. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР, т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—265. — *Лавренко Е. М.* Степи. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 203—272. — *Новиков Г. А.* Жизнь на снегу и под снегом. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981.

192 с. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии, вып. 2. Степи. Херсон, 1917. 366 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Состав и динамика надземной массы степных и луговых травостоев в Центрально-Черноземном государственном заповеднике: Материалы I сессии Научн. Совета по проблеме: Биологич. комплексы районов нового освоения, их рац. использ. и обогащ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 80—91. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Динамика степной растительности. На примере изучения луговых степей и остепненных лугов Центральной лесостепи. М.; Л.: Наука, 1966. 170 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Накопление и роль подстилки в травяных сообществах. Л.: Наука, 1977. 192 с. — *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Режим охраны травяных сообществ и отдельных видов растений. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 1, с. 5—13. — *Флора* Восточного Хангая (МНР). М.: Наука, 1983. 184 с. — *Шеляг-Сосонко Р. Ю.*, *Осычнюк В. В.*, *Андриенко Т. Л.* География растительного покрова Украины. Киев: Наук. думка, 1982. 286 с. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики: Тр. Монгол. комиссии АН СССР, 1950, вып. 39. 224 с. — *Юнатов А. А.* Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики: Тр. Монгол. комиссии АН СССР, 1954, вып. 56. 352 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VII 1983.

SUMMARY

The analysis of the materials obtained revealed that the establishment of the absolute reserve regime on the territory of mixed-herb-*Stipa baicalensis* grass steppe results in a complex reserve process. The latter is not only characterized by de-mutation, but also includes vegetational changes caused by the vital activity of small phytophages-shrews, the number of which is considerably increasing on the reserve territory.

СООБЩЕНИЯ

УДК 633.37 : 581.43+631.459

А. А. Виткус

РОСТ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРНЕЙ И КОРНЕВИЩ *LATHYRUS MARITIMUS* (*FABACEAE*)

A. A. VITKUS. THE GROWTH AND MORPHOLOGICAL SPECIFIC FEATURES OF ROOTS AND RHIZOMES IN *LATHYRUS MARITIMUS* (*FABACEAE*)

Приводятся данные о росте и расположении корней и корневищ *Lathyrus maritimus*, выращенных на Научно-экспериментальной базе Института ботаники АН Литовской ССР (г. Вильнюс) на дерново-подзолистой супесчаной почве и на песке защитных дюн восточной части побережья Балтийского моря.

Lathyrus maritimus (L.) Bigel. чина приморская в СССР является редким реликтовым растением (Федченко, 1948). В Литовской ССР это растение встречается только на побережье Балтийского моря (Dagys, 1960; Stancevičius, 1971).

Первые фитоценологические исследования на песчаных дюнах восточной части побережья Балтийского моря начал К. Регель (Regel, 1928). Ассоциации растительности приморья он разделил на 4 комплекса. Продолжил его работы A. Kisinas (1936), который причислил ассоциацию чины приморской к мерам борьбы и защиты: в первом случае ассоциация стремится озеленить новые свободные площади песка, во втором — защищает заросшие пески от разрушительной силы ветра.

В 1955—1960 гг. на кафедре анатомии и физиологии растений Вильнюсского государственного университета им. В. Капсукаса исследовали биологию прорастания семян и особенности роста чины приморской на разных типах почв, а также ее фитоценозы на песчаной дюне Балтийского приморья (в окрестностях курорта Паланга ЛитССР). Кроме выявленных важнейших особенностей чины приморской, было также установлено, что это растение хорошо способствует закреплению летучего песка приморских дюн, а также может использоваться как ценное кормовое растение при выращивании на аллювиальных супесчаных почвах (Dagys e. a., 1961). J. Dagys в 1958 г. посеял семена чины приморской на аллювиальной почве в Ботаническом саду Вильнюсского государственного университета. До сих пор она там отличается хорошим травостоем, интенсивным ростом и плодоношением. По нашим наблюдениям, чина приморская, особенно в старшем возрасте, имеет большое количество корневищ, которые и способствуют ее долголетию.

В Литовской ССР дерново-подзолистые почвы составляют 45.3% от общей площади почвенного покрова (Kuginytė e. a., 1978). Данных о росте подземных органов чины приморской на этих почвах в доступной нам литературе найти не удалось. Целью данной работы явилось исследование роста и характера расположения корней и корневищ чины приморской в дерново-подзолистой супесчаной и песчаной почвах.

Методика

Исследования подземной части чины приморской проводили в 1980 г. на дерново-подзолистой супесчаной слабокислой (pH 5.8—6.0) почве опытных участков Научно-экспериментальной базы Института ботаники АН Литовской ССР (г. Вильнюс). В пахотном слое на 100 г почвы содержалось гумуса 2.18—

2.93%, P_2O_5 в доступной форме — 11.3—12.0 и K_2O—8.9—9.9 мг. Подпахотный слой почвы отличался слабой кислотностью и невысоким содержанием питательных веществ (Лапинскене, Виткус, 1983).

Семена чины приморской были собраны для посева с растений, произрастающих на защитных дюнах восточного побережья Балтийского моря (в окрестностях г. Паланга, ЛитССР). Посев проводили в 1977—1980 гг. ранней весной (29—30 IV) скарифицированными семенами (Виткус, 1983), в хорошо подготовленную почву. Перед посевом поле известковали (2 т /га $CaCO_3$) и удобряли фосфорными и калийными удобрениями (по 40 кг/га P_2O_5 и K_2O). Посев был рядовым с междурядьями 25 см. В первый год жизни рядки прореживали, оставляя в фазе образования стебля по 2—3, а в конце вегетации — по одному растению на каждые 10 см.

Процент перезимовавших растений определяли путем подсчета растений в конце первого и в начале второго вегетационного периода. Полученные данные обрабатывали, используя статистические методы.

В первый год выращивания до появления дружных всходов рост корней чины приморской наблюдали через день, до появления третьего настоящего листа — через 5 дней и до конца вегетации — через 15 дней. Морфологические особенности корней и корневищ 2—4-летних растений и их расположение в почве изучали в конце вегетационного периода.

Морфологические особенности подземной части чины приморской исследовали траншейным методом (Шалыт, 1960; Лапинскене, Виткус, 1983), который заключался в откапывании корней в среднем 10 растений на вертикальной стене ямы.

Подземную фитомассу чины приморской определяли выемкой почвенных образцов площадью 2500 см^2 до глубины 50 см в 5-кратной повторности и дальнейшей их обработкой с пересчетом на воздушно-сухую массу на 1 м^2. Полученные данные обрабатывали статистически.

Морфологические особенности подземной части чины приморской на песке защитных дюн восточной части побережья Балтийского моря мы исследовали во время экспедиции (22—25 VII 1980) по вышеуказанной методике (Шалыт, 1960; Лапинскене, Виткус, 1983). Экология приморья коротко представлена при обсуждении результатов.

Метеорологические условия

Толщина снежного покрова на делянках в зимний период 1978/79 г. составляла 25—30, а в 1979/80 г. — 30—40 см. Снежный покров в эти годы сходил поздно — в первой декаде апреля, поэтому оттаивание почвы задерживалось: оно наступило лишь в третьей декаде апреля. В течение вегетационных периодов 1978—1980 гг. погода в основном сохранялась прохладной, однако в мае и июле 1979 г. температура воздуха была на 2.4—2.6° выше среднемесячной.

В 1978 г. сумма эффективных температур (выше 5°) с марта до конца августа составляла 1269, в 1979 г. — 1301 и в 1980 г. — 1120 °. Максимальная сумма эффективных температур (760°) была в июне—июле 1979 г., а минимальная (590°) — в 1978 г. Осадки в годы исследований по месяцам распределялись неравномерно. Максимальное количество осадков (369 мм) выпало в апреле—августе 1980 г., в этот же период 1978 и 1979 гг. их выпало значительно меньше—314 и 278 мм соответственно.

Результаты и их обсуждение

а. Чина приморская в культуре на дерново-подзолистой супесчаной почве.

Первый год жизни. Через 15 дней после посева (15 V) у растений образовались корни длиной 0.3—1.0 см. 20 V на поверхности почвы появились редкие всходы высотой 1.2—2.0 см. Длина главного корня достигала 1—2 см. В нижней части главного корня образовались 2—3 боковых длиной 1—2 мм. 25 V отмечались дружные всходы высотой 4.5—5.0, длина главного корня составляла 1.8—2.2 см.

К 1 VI высота растений достигла 6.2±0.3, длина главного корня — 5.4±±0.2 см. На нем образовалось 3—4 боковых корня длиной 0.6—1.4 см с одиноч-

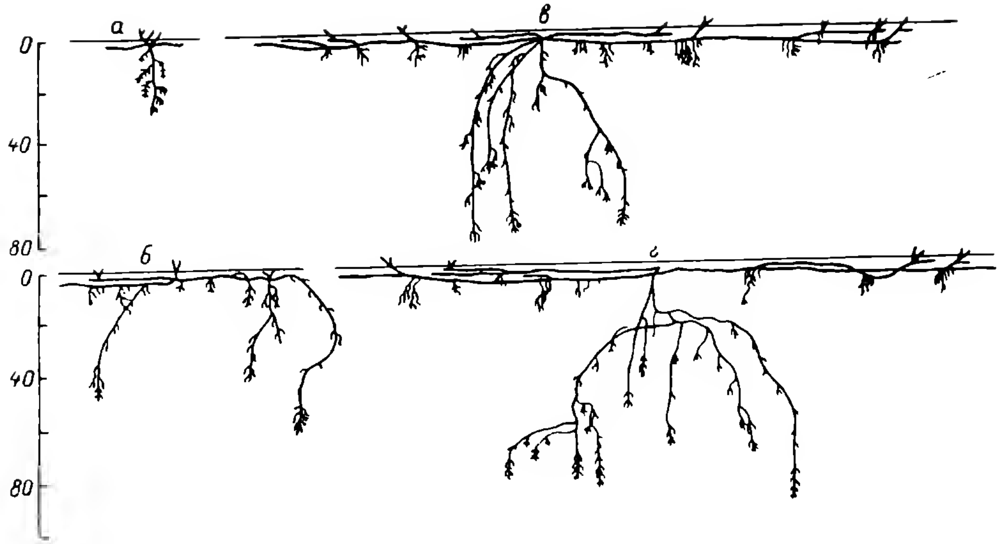


Рис. 1. Подземная часть *Lathyrus maritimus* первого (*а*), второго (*б*), третьего (*в*) и четвертого (*г*) годов при выращивании на дерново-подзолистой супесчаной почве.

Здесь и на рис. 2 *по оси ординат* — глубина, см.

ными корневыми клубеньками диаметром 0.3—0.5 мм. 15 VI высота растений была 8.0±0.4 см и образовались 4—5 листьев. Длина главного корня составляла 8.5±0.2 см, 6—8 боковых корней первого порядка имели длину 0.5—6 см; отмечались боковые корни второго порядка длиной 0.2—0.5 см.

В июне рост чины приморской был медленный: 30 VI высота растений составляла 10.0±0.5, а длина стеблей — 12.0±0.6 см. На глубине почвы 0.2—0.5 см, т. е. на ее поверхности, появились по 1—2 плагиотропных корневища длиной 0.3—1.2 см, выросших из почек нижней части каудекса. Стержневой корень достигал глубины почвы 12.0±0.4 см. Число боковых корней первого порядка не увеличилось, незначительно возросла их длина (у корней первого порядка — до 1—6, второго порядка — до 0.3—1.2 см).

В июле рост подземной части растений был значительно интенсивнее, чем надземный. Растения полегли, и их высота до конца вегетации почти не изменилась. 31 VII высота растений составила 12.0±0.7, длина стеблей — 17.0±1.0 см, при наличии 3—4 вегетативных побегов. Число корневищ не изменилось, но длина их увеличилась до 8—17 см. Стержневой корень проник на глубину 27.0±0.6 см. На нем насчитывалось от 7 до 12 боковых корней первого порядка длиной 2—11 см. Длина корней второго порядка составляла 1—3 см. Обилие корневых клубеньков отмечалось особенно на корнях третьего порядка.

К концу вегетации (29 IX) высота растений не изменилась — 12.0±0.8, длина стеблей возросла незначительно — 19.0±0.8 см. Каудекс диаметром 0.4—0.6 см находился на глубине 0.4—0.7 см. На нем образовалось по 3—4 вегетативных побега и по 1—2 плагиотропных корневища белого цвета длиной 10—20 см, диаметром 1.6—1.8 мм с почками.

Диаметр корневой шейки исследуемого растения составлял 2.0 мм. Стержневой корень белого цвета рос прямо, постепенно утончаясь (на глубине 10 см его диаметр был 1.1, а на глубине 20 см—1.0 мм), и проникал в глубь почвы до 30 см. На глубине почвы 6—17 см под углом 45—60° от стержневого корня отходили боковые корни первого порядка длиной 4—12 см. На них имелись боковые корни второго-третьего порядков с корневыми клубеньками (рис. 1, *а*).

Диаметр корневой системы (без корневищ) составлял в среднем 9 см. Корни проникали на глубину 30 см.

Второй год жизни (рис. 1, *б*). Растения перезимовали благополучно, летом изреживания не отмечалось. К концу вегетации (1 IX) высота растений достигла 27±1.3, а длина стеблей — 32±1.3 см. Растения образовали по 1 (реже по 2) парциальному кусту с 1—3 вегетативными побегами, выросшими из почек корневищ. Длина корневищ достигала 40—83 см, а их диаметр — 1.8-2.2 мм. Площадь, занимаемая этим растением с парциальными кустами, составляла 0.3—0.5 м².

Каудекс исследованного материнского растения был диаметром 0.6—1.0 и находился на глубине 1.0 см. От него отходили корневища, имеющие по одному парциальному кусту. Диаметр корневой шейки составлял 3.4 мм. Стержневой корень рос прямо, постепенно утончаясь (на глубинах 5, 10 и 15 см его диаметр составлял 2.0, 1.8 и 1.6 мм соответственно). На глубине 16 см стержневой корень отмирал, здесь его заменил боковой корень диаметром 1.5 мм, расположившийся под углом 60° к стержневому корню. Углубляясь, он постепенно выпрямлялся, и на глубине 43 см приблизился к вертикальному положению. На одной стороне нижней части каудекса материнского растения вырос боковой придаточный корень диаметром 2.1 мм. От него отходили корни второго порядка длиной 4—9 и третьего — длиной 1.0—1.8 см. Боковой придаточный корень постепенно выпрямлялся и на глубине 60 см приблизился к вертикальному положению. На его дистальной части обнаруживались сочные окончания.

Из базальной части корневища на расстоянии 30 см от материнского растения сформировался парциальный куст с 2 вегетативными ветками, 2 корневищами с почками и с вторичным главным корнем (рис. 1, *б*). На глубине 2—3 см от нижней части каудекса парциального куста отходили, постепенно утончаясь (диаметром от 2.1 до 1.5 мм), корневища белого цвета длиной до 43—47 см с почками и корнями. На корнях отмечалось множество корневых клубеньков. Вторичный главный корень шел вниз, постепенно выпрямляясь и достигая вертикального положения на глубине 45 см.

Корневая система материнского растения на втором году жизни достигала глубины 61.0±2.8, а диаметр ее составлял в среднем 35 см.

На втором году жизни у чины приморской были отмечены интенсивный рост корневищ, дальнейшее проникновение корней в глубь почвы и увеличение объема подземной фитомассы.

Третий год жизни (рис. 1, *в*). Изреживание растений было незначительным (6—8%). К концу активной вегетации (1 IX) высота парциальных кустов составляла 35±1.4, а длина стеблей — 75±3.4 см. Каудекс материнского растения начал отмирать. На нем почки, листья и стебли были коричневого цвета — сухие. Стержневой корень остался живым. Он был связан с вторичными кустами (которых насчитывалось от 3 до 7). Длина корневищ достигала 110—140 см. Материнское растение с вторичными кустами занимало площадь 0.6—1.0 м².

Отмирающий каудекс материнского растения был диаметром 1.0—2.0 и находился на глубине 2.5 см. Диаметр корневой шейки составлял 8.0 мм. Стержневой корень вырос прямо, постепенно утончаясь (на глубине 5, 10 и 15 см его диаметр составлял 4.0, 3.6 и 3.4 мм). На глубине 18 см стержневой корень разветвился. Здесь его заменил боковой корень диаметром 2.8 мм, который отходил от стержневого под углом 45° и, постепенно утончаясь, достигал глубины 77.0 см.

Из нижней части каудекса под углом 60 и 65° от стержневого корня отходили 2 придаточных боковых корня диаметром 2.2 и 3.0 мм, постепенно утончаясь и выпрямляясь, они приближались к вертикальному положению, достигнув глубины 80 и 85 см соответственно.

Корневища диаметром 2.0—2.4 мм находились на глубине 2—8 см. В разном возрасте они различались по цвету. Так, корневища второго-третьего годов жизни чаще всего находились ближе к каудексу материнского растения и имели темно-серый цвет, а первого года жизни были белые. Они продолжали расти в длину. На них образовались почки, парциальные кусты и корни длиной 10—15 см. На корнях сформировалось много корневых клубеньков.

Корневая система материнского растения достигала глубины 82±3.0, а ее диаметр составлял в среднем 57 см.

Четвертый год жизни (рис. 1, *г*). Весной выжившие растения составляли только 58%. Травостой стал более редким. В конце вегетации высота растений была 32±1.6, а длина стеблей — 78±2.5 см. По сравнению с предыдущим годом незначительно увеличились площадь, занимаемая одним растением (до 0.7—1.2 м^2), число парциальных кустов (до 4—7) и длина корневищ (до 120—145 см).

Стержневой корень материнского растения остался живым. Большинство мелких боковых корней отмерло. Углубление каудекса в почву не отмечали. Материнский каудекс не дал надземных органов (рис. 1, *г*).

Диаметр корневой шейки материнского растения составлял 8.6 мм. Стержневой корень был мощный. Он рос прямо, постепенно утончаясь (на глубинах 5, 10, 15 и 17 см его диаметр составлял 8.0, 6.8, 6.6 и 6.5 мм соответственно). На глубине 17 см стержневой корень разветвлялся на 3 боковых корня диаметром 3.4—4.2 мм. До достижения длины 25—30 см они отходили от стержневого корня почти горизонтально, а затем постепенно отклонялись вниз, приближаясь к вертикальному положению, они утончались и оканчивались сочными нитевидными корнями на глубине 85—88 см.

Из каудекса материнского растения с трех сторон отходили корневища длиной 120—145 см. Молодые корневища были белого цвета, находились на глубине 2—3, их длина колебалась от 5 до 40 см. На их корнях было очень много корневых клубеньков.

Корневая система материнского растения достигла глубины 86±2.2 см, а ее диаметр равнялся в среднем 68 см.

Подземная фитомасса чины приморской на четвертом году жизни составляла 504±23.0 г/м^2, из них 27—32% приходилось на мелкие корни ($\leqslant$ 1 мм).

Отмечено, что весной 1980 г. у большинства растений чины приморской второго года жизни стержневые корни до глубины 16 см оставались живыми, а нижняя часть корней погибла, их заменили боковые корни. Отмирание стержневых корней произошло в марте—апреле, во время оттаивания почв при большом колебании суточных температур воздуха (от —4 ночью до +10 °С днем). Следует отметить, что в другие годы (1978—1979) погибшие корни не наблюдали.

Каудексы (основания первичного куста) в первый—второй годы жизни имели надземные вегетативные побеги, а каудексы третьего—четвертого годов жизни и растения более старшего возраста не имели надземных ни вегетативных, ни генеративных побегов (рис. 1). Жизнь этих растений продолжали парциальные кусты, выросшие из почек корневищ.

б. Чина приморская на песчаных защитных дюнах восточной части побережья Балтийского моря

Песчаные защитные дюны побережья Балтийского моря вблизи пос. Юодкранте (Куршю-Нярия ЛитССР) находятся в 20—50 м от моря и достигают высоты 6—7 м. Песок дюн характеризуется нейтральной реакцией (pH 7). Самые мощные растения чины приморской расположились в средней части западного склона дюн, так как, видимо, здесь наиболее благоприятные условия для ее роста. Часто дующий с моря влажный ветер частично обеспечивает растения влагой. Чина приморская здесь произрастает в фитоценозах с *Ammophila arenaria* (L.) Link, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Elymus arenarius* L. В настоящей работе подземная часть чины приморской исследовалась в фитоценозе Lathyrus maritimus+Ammophila arenaria.

Высота растений чины приморской составляла 32±2.1, а длина стеблей — 56±3.2 см. Корневища диаметром 5.0—7.5 мм и длиной 150—200 см находились на глубине песка дюн 10—35 см.

Каудекс исследованного материнского растения был на глубине 34 см. От него отходили 2 корневища диаметром 6.0 и 7.0 мм и длиной 165 и 184 см соответственно (рис. 2). Корневища несколько раз разветвлялись. На них образовалось по 2—3 парциальных куста с 1—2 генеративными побегами.

Диаметр корневой шейки стержневого корня составлял 8.0 мм. Стержневой корень до достижения длины 12 см рос прямо вниз. Глубже стержневой корень погиб. Здесь его заменил боковой корень диаметром 6.8 мм, который отходил от стержневого под углом 80°. Боковой корень в росте часто менял угол направления. Постепенно утончаясь, он достиг диаметра 3.6 мм, проникнув на глубину 146 см. Дальнейшие исследования углубления корня чины приморской мы вынуждены были прекратить из-за сильной поврежденности дюны.

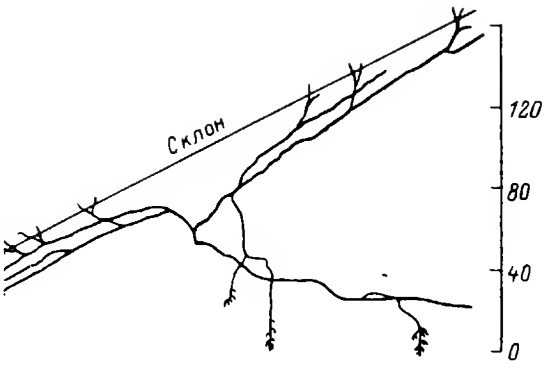


Рис. 2. Подземная часть *Lathyrus maritimus.* произрастающей на песке защитных дюн восточной части побережья Балтийского моря.

Чина приморская — хорошее противоэрозийное и декоративное растение, незаменимое для защитных дюн побережья Балтийского моря, так как оно развивает мощную корневую систему, поэтому постепенно расширяются площади этого растения.

В заключение можно сделать следующие выводы.

1. Проведенные в 1980 г. исследования роста и развития чины приморской первого-четвертого годов выращивания в культуре на дерново-подзолистой супесчаной почве опытных участков Научно-экспериментальной базы Института ботаники АН Литовской ССР показали, что чина приморская — длиннокорневищное растение. Стержневой корень у чины приморской на глубине почвы 16—18 см разветвляется, и его заменяют боковые корни. С возрастом растений корни углубляются. В первый год жизни к концу вегетации корни достигают глубины 30, во второй — 61, в третий — 82 и в четвертый — 86 см.

2. Самой активной подземной частью чины приморской оказались корневища. Они находились на глубине 2—8 см. С ростом и развитием растений длина их увеличилась (в первом году жизни к концу вегетации длина корневищ достигла 10—20, во втором — 40—50, в третьем и четвертом — 110—145 см). Самое большое число парциальных кустов (3—7) образовалось у растений третьего-четвертого годов жизни.

3. Чина приморская, произраставшая на песке защитных дюн восточной части побережья Балтийского моря, отличалась более мощной корневой системой (диаметр корневища достигал 5.0—7.5 мм, а длина — 150—200 см), чем выращиваемая на дерново-подзолистых супесчаных почвах.

ЛИТЕРАТУРА

Виткус А. А. Особенности роста и развития многолетних видов чины в Литовской ССР. — Растит. ресурсы, 1983, т. 19, вып. 1, с. 51—54. — *Лапинскене Н. А.*, *Виткус А. А.* Особенности роста и развития чины луговой (1. Рост и морфологические особенности корней). — Тр. АН ЛитССР, 1983, сер. В. т. 1 (81), с. 10—14. — *Федченко Б. А.* Род Чина — *Lathyrus* L. — В кн.: Флора СССР, т. 13. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948, с. 479—520. — *Шалыт М. С.* Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника, 1960. т. 2, Л.: Наука, с. 369—447. — *Dagys J.* Pajūrinis pelėžirnis ir jo auginimo bandymai. — Mūsų girios, 1960, т. 9, p. 36—40. — *Dagys J.*, *Madeikytė E.*, *Meškaitė M.* e. a. Pajūrinio pelėžirnio išplitimas Lietuvoje ir jo biologija. — Lietuvos TSR MA darbai, 1961, Serija C, t. 3 (26), p. 13—36. — *Kisinas A.* Augalų asocijacijos ir asocijacijų kompleksai Lietuvos pajūryje. — In: Vytauto Didžiojo Universiteto Metematikos — gamtos fakulteto darbai, t. 11. Botanikos skyrius, 1936, p. 125—174. — *Kuginytė Z.*, *Mejeris A.*, *Vaitiekūnas J.* Jaurinių dirvožemių išsidėstymas respublikos teritorijoje. — In: Lietuvos TSR velėniniai jauriniai dirvožemiai. Vilnius: Mokslas, 1978, p. 14—16. — *Regel K.* Zur Klassifikation der Assoziationnen der Sandböden. — In: Engler's Bot. Jahrb., 1928, Hf 61, S. 263—284. — *Stancevičius A.* Pelėžirnis — *Lathyrus L.* — In: Lietuvos TSR flora, t. 4. Vilnius: Mokslas, 1971, p. 504—528.

Институт ботаники АН ЛитССР,
Вильнюс.

Поступило 31 III 1983.

УДК 581.9 : 502.72 (477.74)
Бот. журн., т. 69, № 5

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Д. В. Дубына

ФЛОРА ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА «ДУНАЙСКИЕ ПЛАВНИ»

Y. R. SHELYAG-SOSONKO, D. V. DUBYNA. FLORA OF «THE DANUBE MARSHES» STATE RESERVE

Флора государственного заповедника «Дунайские плавни» охарактеризована в систематическом, географическом, биоморфологическом, экологическом, фитоценотипическом и хозяйственном планах.

Государственный заповедник «Дунайские плавни» создан в 1981 г. Это первый в УССР заповедник, включающий в качестве объекта охраны уникальные для Европы дунайские плавневые ландшафты; здесь на сравнительно небольшой территории представлены богатая флора и растительность. Заповедник расположен в низовьях Килийской дельты Дуная, его площадь 14 851 га (рис. 1). На территории заповедника расположены острова аллювиального происхождения, имеющие равнинный рельеф с незначительными (0.5—1.5 м) повышениями (прирусловыми грядами, приморскими гривами), приуроченными к водотокам и взморью (рис. 2), а также водоемы и водотоки; с восточной стороны протяженностью в 1 км заповедник ограничен морем. Согласно физико-географическому районированию, заповедник находится на территории Южно-Степной провинции Дунайско-Днестровской степной области Причерноморья (Ланько и др., 1969). Климат здесь умеренно континентальный с жарким продолжительным летом и короткой малоснежной зимой (Никифоров, Дьякону, 1963; Петреску, 1963).

История изучения флоры и растительности низовий Килийской дельты Дуная насчитывает свыше 100 лет. Это обусловлено уникальностью и богатством растительного мира этой территории, а также тем, что она расположена в центре пересечения путей сообщения с юго-востока на юго-запад. В настоящее время разной полноты сведения о флоре и растительности Килийской дельты имеются во многих работах отечественных и зарубежных авторов (Borza, 1931; Prodan, 1933; Зеров, 1961; Никифоров, Дьякону, 1963; Клоков, 1967, 1977; Кротkевич, 1967; Дубина, Протопопова, 1980; Дубина, 1982, и др.). Более полно изучена водная растительность, меньше — сухопутная, особенно флора. Специальные ботанические исследования заповедника авторы провели в 1978—1982 гг.

Во флоре заповедника 563 вида сосудистых растений (около 11.4% всей флоры УССР), относящихся к трем отделам — *Equisetophyta*, *Polypodiophyta* и *Magnoliophyta*, 51 порядку, 80 семействам и 283 родам (табл. 1). Для равнинной территории со слабо развитым рельефом такое видовое разнообразие является довольно большим. Это видно хотя бы из того, что на территории Астраханского государственного заповедника им. В. И. Ленина, расположенного также на территории авандельты (дельта Волги) и занимающего площадь в 62 500 га,

ТАБЛИЦА 1

Состав флоры заповедника

Отдел	Семейства			Роды			Виды		
	общее число	во флоре заповедника, %	во флоре УССР, %	общее число	во флоре заповедника, %	во флоре УССР, %	общее число	во флоре заповедника, %	во флоре УССР, %
Equisetophyta	1	1.25	0.54	1	0.35	0.09	7	1.24	0.14
Polypodoiphyta	3	3.75	1.62	3	1.06	0.27	4	0.71	0.08
Magnoliophyta	76	95.00	41.04	279	98.59	25.29	552	98.05	11.04
Всего	80			283			563		

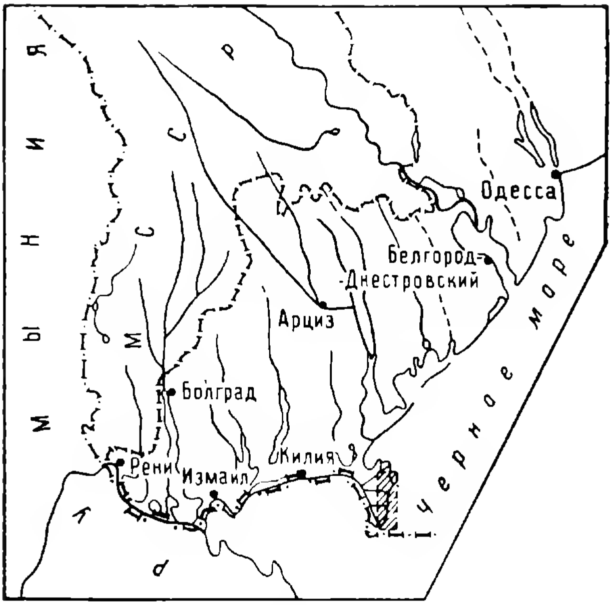


Рис. 1. Местонахождение государственного заповедника «Дунайские плавни» (*заштрихованный* участок).

флора представлена только 282 видами сосудистых растений, относящихся к 59 семействам и 181 роду (Сафронов, 1980).

Подавляющее большинство растений флоры заповедника относится к покрытосеменным, среди них двудольных — 73.3% видов, однодольных — 26.7. Сосудистые споровые представлены тремя порядками, из которых *Equisetales* включает 1 семейство, содержащее 1 род и 7 видов; *Polypodiales* — 1 семейство, 1 род и 1 вид; *Salviniales* — 2 семейства (*Salviniaceae* и *Azollaceae*), из них в первом — 1 род и 1 вид, во втором — 1 род и 2 вида. В целом споровые сосудистые растения флоры заповедника, как и во флорах других заповедников, играют подчиненную роль и составляют 1.98%.

Из 80 семейств заповедника значительное число видов содержат лишь 10 семейств — *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae*, *Cyperaceae*, *Chenopodiaceae*, *Fabaceae*, *Caryophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Lamiaceae*, *Apiaceae*. К четырем первым семействам относится свыше 35% от общего числа видов заповедника (табл. 2). Эти семейства и во флоре Украины выделяются наибольшим богатством видов (Шеляг-Сосонко, Дидух, 1975).

ТАБЛИЦА 2

Основные семейства флоры заповедника

Семейство	Число родов		Число видов	
	общее	в %*	общее	в %
Asteraceae	42	14.7	83	14.7
Poaceae	32	11.2	52	9.2
Brassicaceae	19	6.7	36	6.4
Cyperaceae	11	3.9	36	6.4
Chenopodiaceae	10	3.6	31	5.5
Fabaceae	15	5.3	27	4.8
Caryophyllaceae	15	5.3	25	4.4
Polygonaceae	3	1.1	24	4.3
Lamiaceae	11	3.9	19	3.4
Apiaceae	13	4.6	16	2.8

* Вычислено от числа родов и видов во флоре заповедника.

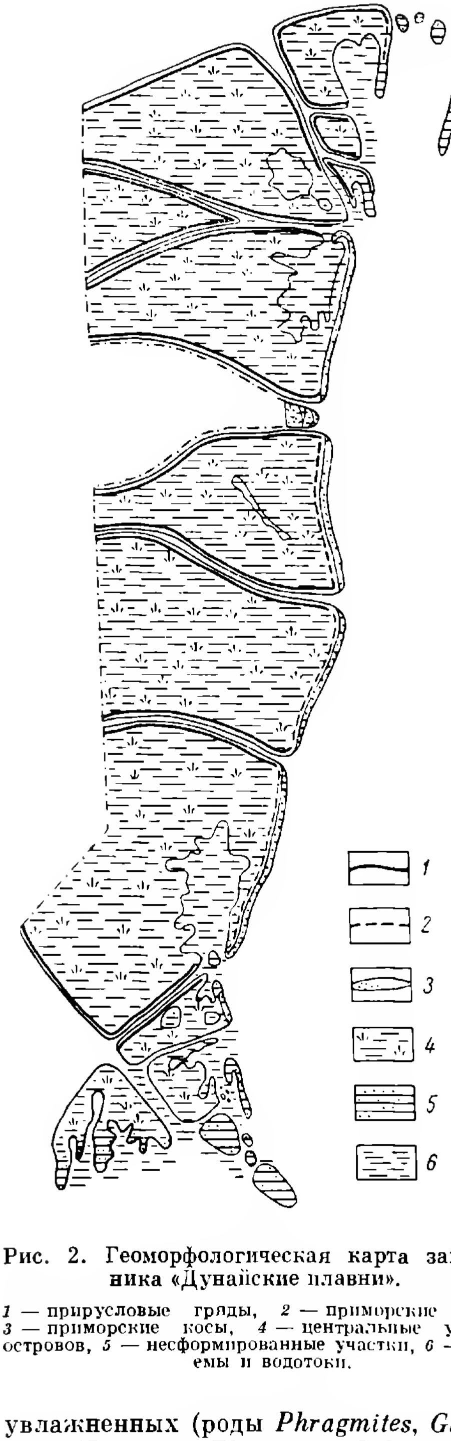


Рис. 2. Геоморфологическая карта заповедника «Дунайские плавни».

1 — прирусловые гряды, *2* — приморские гривы, *3* — приморские косы, *4* — центральные участки островов, *5* — несформированные участки, *6* — водоемы и водотоки.

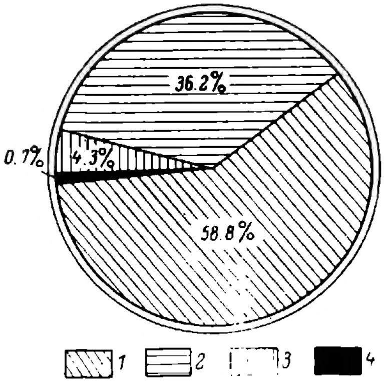


Рис. 3. Спектр типов опыления флоры заповедника.

1 — энтомофилия, *2* — анемофилия, *3* — гидрофилия, *4* — аутогамия.

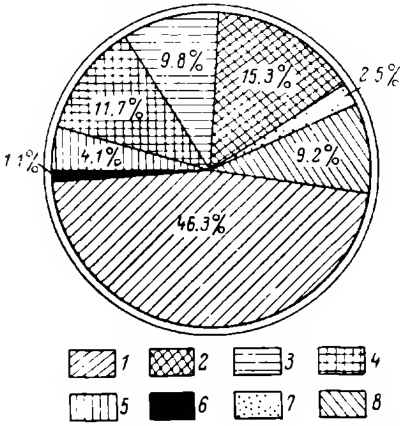


Рис. 4. Спектр типов распространения семян и плодов флоры заповедника.

1 — анемохория, *2* — гидрохория, *3* — барохория, *4* — эндозоохория, *5* — эпизоохория, *6* — мирмекохория, *7* — антропохория, *8* — аутохория.

Присутствие во флоре заповедника большого числа представителей сем. *Asteraceae* объясняется наличием здесь значительных площадей песчаных приморских грив, на которых произрастает основное число видов данного семейства. Сем. *Poaceae* по числу видов занимает второе место, что связано с большой экологической пластичностью его представителей, распространенных от переувлажненных (роды *Phragmites*, *Glyceria*, *Phalaroides*, *Beckmannia* и др.) до сухих (*Leymus*, *Elytrigia*, *Calamagrostis*) местообитаний. Представители сем. *Brassicaceae* приурочены к флористическим комплексам сухих песчаных участков, реже (роды *Rorippa* и *Cardamine*) — переувлажненных. Большой удельный вес во флоре заповедника представителей сем. *Cyperaceae*, свойственных флорам более северных регионов (Козловская, Парфенов, 1972), объясняется наличием значительных площадей пресноводных акваторий и заболоченных участков, являющихся типичными местообитаниями для видов данного семейства. Некоторое число его видов приурочено к флористическим комплексам засоленных песчаных участков (*Carex colchica* J. Gay, *C. extensa* Good. и др.). Довольно значительное число видов сем. *Chenopodiaceae* во флоре заповедника связано с наличием больших по площади засоленных участков. Представители сем. *Fabaceae* в основном приурочены к флористическим комплексам прирусловых гряд и кос. На переувлажненных участках встречаются только виды родов *Vicia* и *Lathyrus*. Представители сем. *Caryophyllaceae* входят в состав флористических комплексов песчаных грив. Виды родов *Myosoton* и *Viscaria* встречаются на переувлажненных участках. Относительно большое число видов сем. *Polygonaceae*, свойственных более северным регионам, объясняется наличием переувлажненных, заболоченных экотопов, с которыми связано их произрастание в заповеднике. Видовое богатство сем. *Lamiaceae* по сравнению с числом его видов в степных сообществах региона незначительно (Тихомиров, Демченко, 1975), что обусловлено преобладанием на территории заповедника переувлажненных экотопов. Представители сем. *Apiaceae* приурочены к флористическим комплексам влажных местообитаний, реже занимают участки приморских грив (роды *Seseli* и *Eryngium*).

Представители других семейств — *Ranunculaceae*, *Boraginaceae*, *Juncaceae*, *Potamogetonaceae*, *Salicaceae* — также характеризуют отдельные флористические комплексы заповедника. Виды сем. *Ranunculaceae* (2.1%) приурочены к переувлажненным местообитаниям, сем. *Boraginaceae* (2.0%) — к флористическим комплексам приморских грив (ряд видов родов *Symphytum*, *Myosotis* — к увлажненным местообитаниям), сем. *Juncaceae* (1.6%) — к флористическим комплексам увлажненных и засоленных местообитаний, сем. *Potamogetonaceae* (1.6%, имеет здесь только 1 род) — к водным флористическим комплексам заповедника. Сем. *Salicaceae* (1.4%) является единственным в заповеднике, включающим наибольшее число видов древесных растений. Виды его произрастают на прирусловых грядах островов. Среди остальных семейств флоры заповедника относительным богатством видов отличаются *Equisetaceae* (1.24%), *Euphorbiaceae* (1.24%), *Rosaceae* (1.24%), *Scrophulariaceae* (1.24%), *Primulaceae* (1.1%), *Lemnaceae* (1.1%), *Plantaginaceae* (1.1%), *Rubiaceae* (1.1%), *Solanaceae* (1.1%), *Alismataceae* (0.9%), *Amaranthaceae* (0.9%), *Typhaceae* (0.9%). Остальные 53 семейства имеют менее чем по 5 видов (16.4%). 29 семейств представлены только одним родом и одним видом (5.8%). Таким образом, несмотря на абсолютную молодость территории заповедника, полученные данные свидетельствуют о структурной сформированности ее флоры. Этот вывод подтверждается и тем, что семейства, виды которых не имеют выраженной экологической приуроченности и, как правило, встречаются на вновь образованных субстратах, не играют заметной роли в систематической структуре флоры заповедника. В основных чертах структура эта типична для голарктических флор, хотя и обладает рядом особенностей, определяемых спецификой экологических условий.

Проведенный анализ географической структуры флоры заповедника показал, что здесь преобладают две группы видов — евразиатская и европейская (табл. 3), которые составляют основное ядро флоры заповедника. Значительное число видов входит в циркумполярную и плюрирегиональную группу, сравнительно много видов европейско-североамериканского типа ареалов, которые представлены в основном адвентивными видами. Несмотря на значительное число адвентивных и водных видов во флоре заповедника, видов, имеющих космополитный тип ареала, мало. Эндемичные виды имеют северо-понтический, западно-понтический и восточно-понтический типы ареала. Географическая структура флоры заповедника отражает ее гетерогенный характер и свидетельствует о том, что ее формирование происходило под влиянием, с одной стороны, флористических комплексов умеренных широт, а с другой — субтропических и частично даже тропических. Гетерогенность и гетерохронность флоры заповедника обусловливаются также активными процессами ее формирования в различных экотопах.

Значительный интерес представляют виды эндемичного комплекса, сформировавшегося в литоральной зоне причерноморско-азовского бассейна. Многие из них являются также представителями псаммофильно-литорального комплекса, который, как указывают О. Н. Дубовик с соавторами (1975), характеризуется наиболее ярко выраженным групповым эндемизмом, что и определило наличие довольно значительного числа эндемичных видов на сравнительно неболь-

ТАБЛИЦА 3

Географическая структура флоры заповедника

Тип ареала	Число видов	
	общее	в %
Евразиатский	224	39.8
Европейский	160	28.4
Циркумполярный	60	10.6
Плюрирегиональный	46	8.2
Европейско-североамериканский	29	5.2
Космополитный	21	3.7
Средиземноморский	3	0.5
Эндемичный		
северо-понтический	14	2.5
западно-понтический	4	0.7
восточно-понтический	2	0.4

шой территории заповедника. Всего здесь произрастают 19 причерноморско-азовских эндемиков, принадлежащих к 16 родам и 10 семействам. Два вида — *Melilotus arenarius* Grec. и *Trapa danubialis* Dobrocz. — произрастают только в данном районе территории СССР. Больше половины эндемиков приходится на 4 семейства — *Poaceae*, *Trapaceae*, *Asteraceae* и *Caryophyllaceae*.

В биоморфологическом отношении во флоре заповедника преобладают травянистые поликарпики (табл. 4). Наблюдается пропорциональная зависимость увеличения травяннстых поликарпиков с повышением влажности экотопов. Число монокарпиков однолетников значительно превышает число двулетников. Число деревьев и кустарников незначительно, в основном они сосредоточены на прирусловых грядах и приморских гривах. В спектре жизненных форм преобладают гемикриптофиты (42.3%) и терофиты (32.5%), значительное место занимают гелофиты и гидрофиты, что обусловлено наличием в заповеднике больших площадей мелководных и переувлажненных участков. Остальные типы жизненных форм представлены небольшим числом видов. Следует отметить, что группа геофитов состоит здесь из корневищных растений; луковичные и клубнелуковичные практически отсутствуют.

ТАБЛИЦА 4

Биоморфологический состав (число видов) флоры заповедника

Деревья		Кустарники		Травянистые растения		Поликарпики		Монокарпики			
								однолетники		двулетники	
общее	в %	общее	в %	общее	в %	общее	в %	общее	в %	общее	в %
9	1.6	12	2.1	542	96.3	329	58.4	198	35.2	36	6.4

Из 563 видов, произрастающих в заповеднике, 545 цветут и образуют семена, 11 видов размножаются вегетативно и с помощью спор (семейства *Equisetaceae*, *Thelypteridaceae*, *Salviniaceae*, *Azollaceae*), 1 вид (*Acorus calamus* L.) цветет, но семян не образует. У 6 видов (*Lemna trisulca* L., *L. gibba* L., *L. minor* L., *Spirodela polyrhiza* (L.) Schleid., *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm.) цветение наблюдается редко. Начало и длительность прохождения фенофаз у видов флоры заповедника зависят от сроков наступления и завершения половодья, а также локальных экологических условий в экотопах. Вегетация наступает в конце февраля—первой и второй декадах марта, завершается — в конце ноября. Цветение начинается в конце марта—апреле, завершается — в октябре. В фазу

плодоношения наибольшее число видов вступает в июле. Значительное число видов начинает плодоношение только в августе, что не характерно в целом для юга УССР и обусловлено влиянием половодья. У многих видов конец вегетации и отмирание наземной части растений наблюдаются в конце августа. Это связано с завершением сезонного цикла развития видов. С наступлением заморозков (ноябрь, декабрь) происходит отмирание большинства видов.

Во флоре заповедника преобладают виды с энтомофильным типом опыления (рис. 3). Это объясняется тем, что здесь много видов с ярким венчиком или снабженных нектарниками (семейства *Asteraceae*, *Nymphaeaceae*, *Boraginaceae*, *Brassicaceae*, *Salicaceae* и др.). Число видов с анемофильным типом опыления также довольно большое, что связано с преобладанием во флоре злаковых, осоковых, ситниковых и других семейств, которым свойствен данный тип опыления. Наблюдается увеличение преобладания энтомофильного типа опыления над анемофильным по мере уменьшения влажности экотопов.

Во флоре заповедника больше всего аллохоров (рис. 4), среди которых доминирует анемохорный тип разнесения семян и плодов. Значительное место занимает гидрохорный тип, что обусловлено наличием плавневых экотопов, и зоохорный, в котором преобладает эндозоохорная группа. Антропохорная группа занимает пока незначительное место в спектре типов расиространения семян, что связано с наличием больших водных преград между островами заповедника и материком. Установлено, что на более сухих участках увеличивается число аутохоров. Среди аллохоров на более увлажненных местах преобладают гигрохоры, из зоохоров — эпизоохоры, а на сухих — барохоры, мирмекохоры и антропохоры.

Ведущими факторами, влияющими на распределение видов флоры на территории заповедника, являются гидрологические и эдафические, а также в конкретных местообитаниях — рельеф. Эти факторы влияют в комплексе в разных соотношениях и определяют наличие в заповеднике видов разнообразных экологических типов, которые по приуроченности к увлажнению экотопов довольно условно из-за размытости границ между ними можно объединить в 4 экологические группы: мезофильную, гигрофильную, гидрофильную и псаммофильную. Эти группы представляют плавнево-литоральный флористический комплекс Килийского рукава Дуная.

Виды мезофильной группы не имеют большого распространения и в основном приурочены к прирусловым грядам, они представлены мезофитами (134 вида) и мезоксерофитами (69 видов). Эта группа видов, хотя и является самой многочисленной в заповеднике, недостаточно репрезентативна для аналогичных экосистем дельты Дуная, что связано с размещением территории заповедника в нижней ее части, где условия для развития данной группы видов не являются благоприятными. По числу видов данная группа беднее аналогичной в регионах, расположенных выше по течению Дуная (Haralamb, 1963; Sanda e. a., 1970).

Виды гигрофильной группы в отличие от предыдущей распространены на территории заповедника более широко. Они приурочены к центральным участкам островов и понижениям прирусловых гряд. В этой группе 150 видов, из которых 109 относятся к гигрофитам, а 41 — к гигромезофитам. По своей представленности она достаточно репрезентативна как для плавней Дуная, так и плавней других крупных рек северного Причерноморья (Пачоский, 1927; Афанасьев, 1951, 1966; Зеров, 1971 — Днепр; Смирнова-Гараева, 1980 — Днестр). В группе имеется несколько эндемичных видов (*Polygonum patulum* Bieb., *Lythrum melanospermum* Săvul. et Zahar.), а также видов с дизъюнктивным типом ареала (*Leucanthemella serotina* (L.) Tzvel., *Euphorbia maculata* L., *Chenopodium ambrosioides* L. и др.). Гигрофильная группа видов играет важную роль в функционировании экосистем заповедника, ее виды образуют основную массу растительных ресурсов заповедника.

Виды гидрофильной группы занимают в заповеднике значительные площади. Они приурочены к водоемам и водотокам. По числу видов эта группа самая малочисленная. Она является довольно репрезентативной для пресных и солоноватоводных водоемов низовий рек южных регионов СССР и включает три вида, свойственные только юго-западному региону. Это эндемичные виды из рода *Trapa*, в том числе один западно-понтический *T. danubialis*. Виды псаммофильной группы — ксерофиты и ксеромезофиты — занимают в основном приморские территории заповедника: гривы и косы. Данная группа отличается большим разнообразием экобиоморф, большой удельный вес в ней имеют виды, приуроченные к песчаным пониженным и засоленным участкам. Псаммофильная группа видов заповедника довольно репрезентативно представляет псаммофильно-литоральный комплекс юго-западного региона УССР. Среди видов группы имеются 10 эндемиков (*Apera maritima* Klok., *Cerastium ucrainicum* Pacz. ex Klok., *Corispermum ucrainicum* Iljin, *Dianthus platyodon* Klok., *Eremogone rigida* (Bieb.) Fenzl, *Euphorbia agraria* Bieb., *Leymus sabulosus* (Bieb.) Tzvel., *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze, *Melilotus arenarius* Grec., *Tragopogon borysthenicus* Artemcz.).

Таким образом, фактор увлажнения экотопов является ведущим в распределении видов на территории заповедника. В целом в заповеднике преобладают мезофиты и гигрофиты (23.8 и 19.4%). Они составляют около половины всего видового состава флоры заповедника. Сравнительно большим числом видов отличаются ксеромезофиты (15.4%) и мезоксерофиты (12.3%). Ксерофиты, гидрофиты и гигромезофиты в заповеднике представлены приблизительно равным числом видов, меньше всего видов-мезогигрофитов (4.3%).

Кроме увлажнения, на флористическое богатство и распределение видов на территории заповедника оказывает влияние солевой режим грунтов, донных отложений и воды. В заповеднике преобладают нейтрофиты (37.8%) и индифферентные виды (32.1%), что объясняется значительным влиянием пресных вод Дуная на экосистемы заповедника. Несмотря на наличие в заповеднике засоленных местообитаний, галофиты количественно занимают только третье место (15.4%), среди них преобладают гликогалофиты. Число ацидофилов довольно большое (5.4%) и необычно для южных районов, также много базифилов (11%).

Ценотипическая структура флоры заповедника отражается в показателях роли видов в образовании фитоценозов (роль видов связана с их эколого-биологическими особенностями: эколого-ценотической амплитудой, конкурентной и жизненной способностью; см. Шеляг-Сосонко, 1968). Она представлена следующими популяционными фитоценотипами — эдификаторами, конфекторами, ассектаторами эдификаторными и конфекторными, а также адвентивными и солитариями (табл. 5). Из них эдификаторы, конфекторы и ассектаторы составляют меньше половины видов, что объясняется наличием во флоре заповедника большого числа заносных и индифферентных видов. Соотношение адвентивных и популяционных фитоценотипов приблизительно равное, что, по-видимому, на данном этапе связано с активным процессом формирования сообществ, а также постоянным заносом видов растений, для которых экологические условия в новых местопроизрастаниях не всегда являются благоприятными. Относительно большое число доминантов объясняется сравнительно высокой степенью дифференциации экотопов заповедника.

ТАБЛИЦА 5

Классификация популяционных фитоценотипов флоры заповедника

Число видов	Класс типов	Число видов	Порядок типов	Число видов	Группа типов	Число видов
563	Фитоценобионты	254	Доминанты	345	Эдификаторы	103
					Конфекторы	242
			Ассектаторы	419	Ассектаторы эдификаторные	95
					Ассектаторы конфекторные	324
					Адвентивные	146
	Фитоценоабионты	309	Адвентные	309	Солитарии	163

В хозяйственном отношении флора заповедника характеризуется большим числом видов, имеющим кормовое (48.8%), лекарственное и декоративное значения. Кроме них, есть виды, используемые в пищу, как эфироносы, в крашении и др. Сорные виды здесь составляют сравнительно высокий процент (17.8%), что обусловлено местонахождением территории заповедника на миграционном пути адвентивных видов из западных регионов Европы и восточные (Дубина, Протопопова, 1980), а также влиянием больших площадей свободных почвообразующих субстратов.

Приведенный анализ флоры заповедника является результатом первого этапа ее исследования. Это основа для ее дальнейшего изучения, в частности более глубокого исследования структуры, критико-систематической обработки отдельных таксономических групп, биологии видов (фенологии, семенной продуктивности, диссеминации, особенностей роста и развития, способов природного возобновления, возрастного состава популяций и др.). Не менее важной задачей является исследование влияния экологических факторов среды на биологию видов и становление и развитие флоры в целом. Следующим этапом должно быть и изучение участия и роли видов флоры в энергетическом и биогеохимическом круговороте веществ в экотопах. Особенно важной в этом отношении является флора водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

Афанасьєв Д. Я. Геоботанічний нарис нижньодніпровських плавнів. — Укр. бот. журн., 1951, т. 8, № 2, с. 3—23. — *Афанасьєв Д. Я.* Прибрежно-водна рослинність лісостепового та степового Дніпра і водойм його заплави. — Укр. бот. журн., 1966, т. 23, № 4, с. 44—49. — *Дубина Д. В.* Новий для флори УРСР вид роду *Sagittaria* L. — *Sagittaria latifolia* Willd. — Укр. бот. журн., 1982, т. 39, № 1. с. 37—41. — *Дубина Д. В., Протопопова В. В.* Нові для флори СРСР види водяних папоротей з родини *Azollaceae*. — Укр. бот. журн., 1980, т. 37, № 5, с. 20—26. — *Дубовик О. Н., Клоков М. В., Краснова А. Н.* Флористические историко-географические районы степной и лесостепной Украины. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1092—1107. — *Зеров К. К.* Водная растительность Килийской дельты Дуная. — В кн.: Дунай и придунайские водоемы в пределах СССР: Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР, 1961, т. 36, с. 37—48. — *Зеров К. К.* Рослинність Дніпровсько—Бузького лиману і можливий вплив на неї забирання дніпровської води. — В кн.: Дніпровсько-Бузький лиман. Київ: Наук. думка, 1971, с. 14—31. — *Клоков В. М.* Матеріали до флори радянської ділянки долины Дунаю. — Укр. бот. журн., 1967, т. 24, № 1. с. 76—80. — *Клоков В. М.* Ценологическая характеристика водной растительности Килийской дельты Дуная. — В кн.: Высшие водные и прибрежно-водные растения: Тез. докл. I Всес. конф. (Борок, 1977). Киев: Наук. думка, 1977, с. 66—68. — *Козловская Н. В., Парфенов В. И.* Хорология флоры Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1972. 308 с. — *Кроткевич П. Г.* Результаты биолого-экологических исследований тростника и задачи по рациональному использованию его ресурсов в дельтах Днепра и Дуная. — В кн.: Лимнологические исследования Дуная: Докл. XI междунар. конф. по лимнологическому изучению Дуная. Киев: Наук. думка, 1967, с. 387—397. — *Ланько А. І., Маринич О. М., Щербань М. І.* Фізична географія Української РСР. Київ: Радянська школа, 1969. 286 с. — *Никифоров Я. Д., Дьякону И. К.* Гидрология устьевой области Дуная. М.: Гидрометеоиздат, 1963. 384 с. — *Пачоский И. К.* Описание растительности Херсонской губернии. Плавни, пески, солончаки, сорные растения. Херсон. естеств.-ист. музей, 1927. 228 с. — *Петреску П.* Дельта Дуная. М.: Изд-во Иностр. лит., 1963. 278 с. — *Сафронов Г. Е.* Основные черты флоры Астраханского заповедника. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1980. № 9. с. 79—84. — *Смирнова-Гараева Н. В.* Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение. Кишинев: Штиинца, 1980. 128 с. — *Тихомиров Ф. К., Демченко Н. И.* Систематический, биоморфологический и эколого-географический анализ флоры северо-западного Причерноморья. — В кн.: Исследование флоры северо-западного Причерноморья, т. 1. Одесса, 1975. 112 с. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Класифікація фітоценотипів. — Укр. бот. журн., 1968, т. 25, № 4, с. 3—10. — *Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дидух Я. П.* О состоянии и перспективах исследования флоры Украины. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 8, с. 1134—1141. — *Borza A.* Excursiondante durch die Dobrogea und das Donaudelta. — In: Die Vegetation und Flora Rumäniens. Clug, 1931, S. 130—134. — *Haralamb A.* Padurile din Deltă Dunării si robul lor. — Hidrobiol., 1963. vol. 4, N 4, p. 437—453. — *Prodan I.* Conceptul sociologie şi sistematic al florei acvatice şi palustre din Romania. — Bul. Acad. de Inalte studii agronomice din Cluj, 1933, vol. 4. p. 1—96. — *Sanda V., Serbanescu G., Lävolanu L.* Cercĕtaria asupra Vegetatiei acvatice şi palustre din Lunca Dunării. — Hidrobiol., 1970, vol. 11, p. 217—226.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 13 I 1983.

УДК 582.765.2 (575.4)

Е. Н. Попова, Т. Н. Мекеда

СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) В УСЛОВИЯХ БАДХЫЗА

E. N. POPOVA, T. N. MEKEDA. ENVIRONMENTAL ROLE OF *PISTACIA VERA* (*ANACARDIACEAE*) IN BADHYZ CONDITIONS

Рассматривается вопрос о влиянии *Pistacia vera* на элементы микроклимата в холмистом рельефе Бадхыза (Туркменская ССР). Отмечены различия флористического состава, состава жизненных форм травянистых растений подкроновых и межкроновых микроценозов, дана типизация подкроновых пятен. Предлагается классификация фитоклиматов фисташки настоящей, включающая 9 типов, различающихся обеспеченностью теплом и влагой, приводятся их характеристики.

Важнейшим компонентом среды обитания растений являются микроклиматические факторы. Данная работа посвящена влиянию *Pistacia vera* L. на эти факторы и через них — на травяной покров фисташников в разных местоположениях.

Проблема фитоклимата в настоящее время еще разрабатывается. Под фитоклиматом мы понимаем «микроклиматические (точнее метеорологические) условия в среде обитания растений, например, в травостое, в кроне деревьев» (Хромов, Мамонтова, 1974: 515). Лучше всего изучен фитоклимат сомкнутых древостоев, растительность с разреженным древесным ярусом исследована в этом плане гораздо меньше. В то же время она является хорошей моделью для изучения фитоклиматического воздействия отдельных особей эдификатора и реакции других видов на это воздействие. В данной работе такой моделью служила *Pistacia vera*.

Исследования проводили во время Бадхызской экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в 1977—1980 гг. Пуль-и-Хатумская фисташковая роща Бадхызского государственного заповедника, на территории которой расположен стационар института, находится в северных предгорьях Парапамиза (юг Туркменской ССР) на высоте 700—900 м над ур. м. Рельеф района исследований холмистый, с колебаниями до 80—100 м, и поэтому микроклиматические различия участков здесь четко выражены. Обычно считается, что южные склоны являются более теплыми и сухими, северные — холодными и влажными, западные и восточные в этом отношении занимают промежуточное положение. Вследствие малого количества осадков (по данным метеорологической станции Кушка, 289 мм в год — «Справочник по климату СССР», 1969) влага здесь является лимитирующим фактором и ее перераспределение в изрезанном рельефе обусловливает и размещение растений.

Растительность района представлена фисташниками, в которых древесный ярус образован одной породой — фисташкой настоящей. Особи фисташки настоящей достигают 3—4 м высоты, диаметр их кроны — 6—7 м. Древостой в роще разрежен — средняя полнота 0.2—0.3 (Ловелиус и др., 1977), среднее расстояние между деревьями — 14—17 м. Фисташка настоящая представляет собой низкоствольное дерево (по: Серебряков, 1962), часто с несколькими основными осями, в молодом возрасте ее ветви направлены косо вверх, по мере старения они опускаются и у самых старых особей лежат на земле по всей окружности кроны. Такое изменение формы кроны с возрастом наблюдается, как правило, у деревьев в относительно благоприятных местообитаниях — на северных и восточных склонах, на выровненных участках. На сухих склонах — южных и западных — даже старые деревья имеют направленные косо вверх или незначительно опущенные ветви. Кустарниковый ярус в фисташниках, как правило, не выражен; на участках между деревьями травяной ярус слагают преимущественно *Poa bulbosa* L., *Carex pachystylis* J. Gay с примесью эфемеров (*Onobrychis pulchella* Schrenk, *Papaver pavoninum* Schrenk, *Roemeria refracta* DC., *Anisantha sericea* (Drob.) Nevski) и др.

Фисташка настоящая является мощным эдификатором, поэтому травянистая растительность под кроной (так называемые подкроновые пятна) в значительной степени отличается от растительности межкроновых пространств. Несмотря на то что подкроновые пятна в фисташниках хорошо выражены (Смольский, Смирнов, 1931; Линчевский, 1935, и др.), средообразующая роль фисташки настоящей до сих пор не изучалась, а подкроновой растительности фисташников посвящены лишь единичные работы (Запрягаева, 1964; Левичев, 1975; Горелова, 1976).

В наиболее распространенных в районе исследования ассоциациях — фисташниках эспарцетово-осоково-мятликовом, эспарцетово-злаковом, эспарцетово-мятликово-осоковом, разнотравно-мятликово-осоковом (расположенных на склонах северной, южной, западной и восточной экспозиций и в долине) — были заложены ключевые участки площадью 0.5—1.0 га. На них было проведено крупномасштабное картирование (М. 1 : 100) межкроновых и подкроновых микроценозов, составлены подробные геоботанические описания межкроновых пространств и подкроновых пятен. Был проведен таксационный учет всех деревьев, их возраст определяли по методике И. С. Суха (1974). Условно все особи подразделяли на молодые (до 100 лет), средневозрастные (100—300 лет) и старые (более 300 лет).

Фитоклимат изучали стандартными приборами по стандартной методике («Руководство. . .», 1979), несколько модифицированной в связи с редкостойностью деревьев.

Сомкнутость крон модельных деревьев определяли по фотографиям, полученным с помощью фотоаппарата «Зенит» с объективом «Гелиос-44-2» (угол зрения 41°). Дневной ход проникающей под дерево радиации определяли пиранометром в 10—15 точках, равномерно распределенных в северном, южном, западном и восточном секторах подкронового пятна. Температуру почвы днем до глубины 20 см к северу и к югу от ствола под кроной и на межкроновых пространствах фиксировали путем маршрутных микроклиматических съемок, которые позволили исследовать значительное разнообразие крон деревьев, форм рельефа и получить большое количество данных. Скорость ветра определяли чашечным анемометром в кроне и на межкроновом пространстве на высоте 1.5 м над поверхностью почвы. Проникновение осадков под крону изучено на примере трех модельных деревьев с помощью воронок диаметром 8 и 10 см, вставленных в осадкоуловители, располагавшиеся через 1 м по всей проекции кроны дерева и на межкроновых пространствах. Влажность почвы (в процентах к весу сухой почвы) до глубины 40 см определяли по стандартной методике (Роде, 1960), содержание гумуса — по методу И. В. Тюрина (Александрова, Найденова, 1976) в период вегетации.

При изучении метеорологических элементов 16 модельных деревьев было выяснено, что фисташка настоящая сильно преобразует окружающую среду.[1] Объясняется это прежде всего выраженной радиационной и ветровой тенью деревьев. Сомкнутость их кроны при отсутствии листьев — 17—85 (учтены все модельные деревья) и в облиственном состоянии — 55—90%. Скорость ветрового потока в кроне по сравнению с окружающими межкроновыми пространствами составляет 0.6—0.7 при отсутствии листьев и 0.4—0.5 м/с при их наличии. Из-за высокой сомкнутости кроны к подкроновому пятну зимой проникает 15—80% солнечной радиации, приходящей к границе кроны, летом — лишь 10—40. Особенности сезонного хода радиационного баланса приводят к тому, что под кроной в воздухе, на почве и в слое почвы 0—20 см по сравнению с окружающими межкроновыми пространствами в зимнее время в среднем за сутки теплее, а летом холоднее. В летнее время максимальные дневные температуры почвы под деревьями могут быть ниже по сравнению с температурами межкроновых пространств в тех же местоположениях на 17—25° на глубине 5 см и на 9—10° — на глубине 20 см, а среднесуточные — соответственно на 8—10 и 5—8°.

Величина задержания осадков деревьями значительна, поэтому при отсутствии листовой поверхности к подкроновому пятну взрослых деревьев приходит 50—90% осадков, выпавших над кроной, а в период с развитой листвой — 40—80. Сразу после дождя, выпавшего на сухую почву, ее влажность под кронами ниже, чем рядом вне кроны. Однако вследствие выраженной радиационной и ветровой тени под кронами испарение в 3—4 раза ниже, а коэффициент увлажнения (подсчитанный по Иванову и др., 1963) в 2 раза ниже, чем на межкроновых пространствах. Это ведет к повышенной влажности почвы под кроной в течение длительного времени (по нашим данным, в период максимального развития травостоя под кроной она в 1.5—3.3 раза выше на глубине 5 см и в 1.3—2.9 раза выше на глубине 20 см). Содержание органического вещества в поверхностном слое почвы под молодыми деревьями такое же, как рядом вне кроны, под старыми особями оно больше в 2—3 раза по сравнению с таковым на межкроновых пространствах в том же местоположении.

---

[1] Модельные деревья были выбраны на основании промеров 410 деревьев: на восточных склонах — 85, на западных — 107, на северных — 92, на южных — 73 и в долине — 53.

Формирование специфического фитоклимата под деревьями обусловливает своеобразную горизонтальную структуру травяного яруса в фисташниках.

На пробных площадях был проведен учет видового состава растений под кронами и на межкроновых пространствах. Всего зафиксировано 85 видов, из них на межкроновых участках — 83, под кронами — 42, общими являются 40 видов (коэффициент флористической общности 47%), 2 вида встречаются только под деревьями. Все отмеченные виды по степени верности, постоянству и обилию в подкроновых и межкроновых микроценозах могут быть подразделены на группы.

I. Избегающие воздействия фисташки настоящей и, как правило, под кроной не встречающиеся

1) Обычные и иногда даже массовые на открытых участках — *Astragalus barrowianus* Aitch. et Baker, *Cousinia congesta* Bunge, *Heteropappus canescens* (Nees) Novopokr., *Pseudohandelia umbellifera* (Boiss.) Tzvel., *Silene claviformis* Litv.

2) Редкие на межкроновых участках — *Sophora pachycarpa* C. A. Mey., *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit., *Delphinium camptocarpum* Fisch. et Mey.

3) Случайные виды — *Onosma dichroanthum* Boiss., *Iris songarica* Schrenk, *Glaucium elegans* Fisch. et Mey.

II. Безразличные к воздействию фисташки настоящей, общие для межкроновых и подкроновых микроценозов

4) Массовые на открытых участках и редкие под кроной — *Muretia oeroilanica* Korov., *Aphanopleura leptoclada* (Aitch. et Hemsl.) Lipsky, *Cousinia schistoptera* Juz., *Ziziphora tenuior* L.

5) Почти одинаково характерные для обеих стаций, наиболее постоянные, массовые виды — *Poa bulbosa*, *Carex pachystylis*, *Papaver pavoninum*, *Roemeria refracta*, *Psilonema dasycarpum* (Steph.) C. A. Mey.

6) Почти одинаково редкие для обеих стаций виды — *Atriplex flabellum* Bunge, *Koelpinia tenuissima* Pavl. et Lipsch.

7) Массовые под кронами деревьев, более редкие, но довольно обычные и в межкроновых пространствах — *Sameraria bullata* (Aitch.et Hemsl.) B. Fedtsch., *Bromus danthoniae* Trin., *Alyssum parviflorum* Bieb.

III. Приуроченные к зоне фитоклиматического воздействия фисташки настоящей

8) Обычные в подкроновых пятнах, но изредка встречающиеся и на межкроновых пространствах в наиболее увлажненных местообитаниях — *Hordeum distichon* L., *H. leporinum* Link.

9) Строго приуроченные к подкроновому пятну, в окружающем растительном покрове не встречаются — *Lepyrodiclis holosteoides* (C. A. Mey.) Fisch. et Mey., *Galium spurium* L.

Спектр жизненных форм трав (по: Нечаева, 1958; Нечаева и др., 1969, 1973) на межкроновых пространствах и под кроной также различается (рис. 1). Под кроной видовой состав эфемеров на 20% богаче, здесь отсутствуют весенне-осенние многолетники и летние однолетники, сильнее выражено преобладание ранневесенних и средневесенних однолетников.

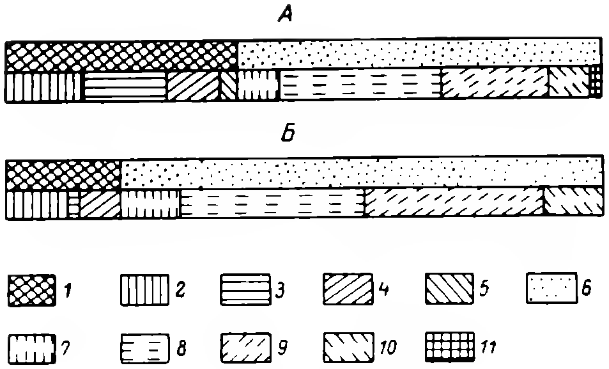


Рис. 1. Спектр жизненных форм травянистых растений на открытых участках (*А*) и под кронами (*Б*).

1 — многолетники, *2* — зимне-весенние, *3* — весенние, *4* — весенне-летние, *5* — весенне-осенние, *6* — однолетники, *7* — зимне-весенние, *8* — ранневесенние, *9* — средневесенние, *10* — весенне-летние, *11* — летние.

В результате анализа 700 описаний и картосхем подкроновых пятен с учетом преобладающих видов выделены 10 типов микрогруппировок, которые можно подразделить на эфемероидные и эфемеровые. В группу эфемероидных микрогруппировок входят мятликовые (Poa bulbosa+Carex pachystylis, P. bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, P. bulbosa+Bromus danthoniae, P. bulbosa+Anisantha sericea и др.), осоковые (Carex pachystylis+Poa bulbosa, C. pachystylis+Ephemerae). В микрогруппировке эфемеровых объединяют костровые (Bromus danthoniae+Ephemerae, B. danthoniae+Hordeum distichon), анизантовые (Anisantha sericea+Bromus danthoniae, A. sericea+Hordeum distichon, A. sericea+Trigonella noeana и др.), двурядноячменные (Hordeum distichon purum, H. distichon+Ephemerae), заячьеячменные (Hordeum leporinum purum, H. leporinum+Ephemerae), пашенниковые (Lepyrodiclis holosteoides+Hordeum distichon, L. holosteoides+Ephemerae). подмаренниковые (Galium spurium+Hordeum distichon+H. leporinum, G. spurium+Ephemerae), маковые (Papaver pavoninum+Hordeum distichon. P. pavoninum+Ephemerae), ремерневые (Roemeria refracta+Anisantha sericea, R. refracta+Ephemerae).

На основании учета встречаемости выделенных микрогруппировок и занимаемой ими площади под кроной, и принимая во внимание сопутствующие микрогруппировки, мы выделили 9 типов подкроновых пятен (рис. 2): I. Сложенные главным образом эфемероидными микрогруппировками, это 1 — мятликовый (из Poa bulbosa), 2 — осоковый (Carex pachystylis), 3 — осоково-мятликовый (Poa bulbosa+Carex pachystylis); II. Образованные эфемерными микрогруппировками, это 4 — костровый (Bromus danthoniae), 5 — анизантовый (Anisantha sericea), 6 — двурядноячменный (Hordeum distichon), 7 — заячьеячменный (H. leporinum), 8 — пашенниковый (Lepyrodiclis holosteoides), 9 — разнотравный (Ephemerae: Roemeria refracta, Papaver pavoninum, Camelina sylvestris, Aegilops triuncialis и др.).

В результате изучения параметров фитоклимата и приуроченности типов подкроновых пятен к определенным местоположениям мы осуществили классификацию фитоклиматов фисташников.

При выделении типов фитоклимата учитывали следующее. Средообразующая роль дерева усиливается с увеличением его возраста. Это было подтверждено инструментальными наблюдениями и обусловило раздельное рассмотрение молодых, средневозрастных и старых деревьев. Как уже отмечалось, форма кроны с возрастом дерева сильно меняется. В фисташковой роще выделены такие основные формы крон: зонтиковидная, полушаровидная приподнятая и полушаровидная лежачая. Габитус дерева зависит не только от возраста, но и от места его произрастания. Так, на сухих склонах (южных, западных) особенно при большой плотности деревьев молодые, средневозрастные и даже отчасти старые особи имеют зонтиковидную крону. В более благоприятных местоположениях (на северных, восточных склонах, в долинах) особенно при низкой численности

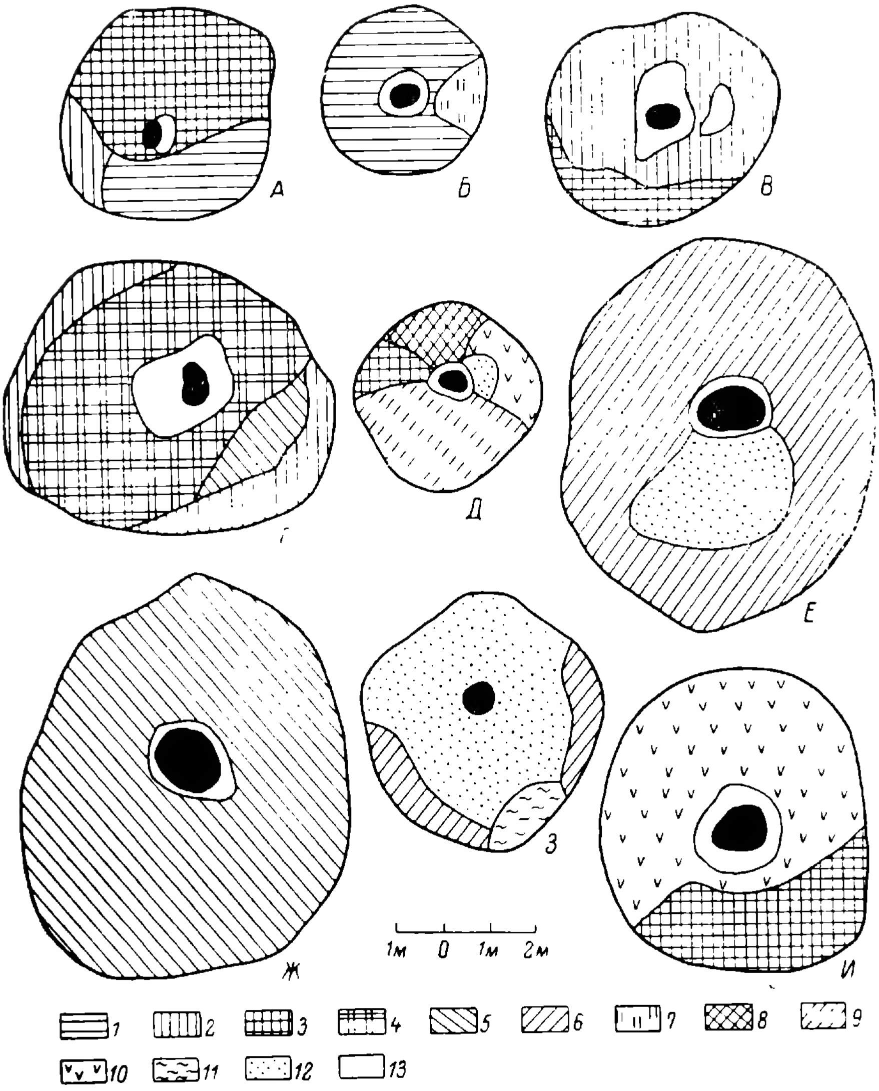


Рис. 2. Типы подкроновых пятен.

А — осоково-мятликовый, *Б* — мятликовый, *В* — осоковый, *Г* — костровый, *Д* — анизантовый, *Е* — двурядноячменный, *Ж* — заячьеячменный, *З* — пашенниковый, *И* — разнотравный. Микрогруппировки: *1* — Poa bulbosa, *2* — Carex pachystylis, *3* — Poa bulbosa+Carex pachystylis, *4* — Bromus danthoniae, *5* — Hordeum leporinum, *6* — H. distichon, *7* — Sameraria bullata, *8* — Papaver pavoninum, *9* — Anisantha sericea, *10* — Camelina sylvestris—Sameraria bullata+Roemeria refracta, *11* — Asperugo procumbens, *12* — Lepyrodiclis holosteoides, *13* — участки без покрова.

деревьев развиваются все три формы кроны, старые особи характеризуются хорошо выраженной полушаровидной лежачей кроной. Как показали наши исследования (Попова, 1981), это обусловлено особенностями годичного прироста побегов в разных местоположениях. С учетом деревьев с господствующими формами крон в рассматриваемых формах рельефа были определены разности указанных метеорологических элементов, а также различия в содержании гумуса в почве под деревьями и на межкроновых пространствах плато, которые являются фоновыми участками (в отличие от сравнения показателей под кроной и на межкроновых пространствах в тех же местоположениях, которые приводятся выше). Всего было 13 групп разностей. Оказалось, что некоторые из них близки и их можно объединить. В результате по аналогии с выделением типов микроклимата (Береснева, 1978, и др.) предлагается 9 типов фитоклимата фисташки настоящей. В таблице приведены разности элементов, а не их абсолютные значения, так как исследованиями установлено, что относительные величины микроклимата являются более устойчивыми («Микроклимат холмистого рельефа. . .», 1962; «Микроклимат СССР», 1967; «Руководство. . .», 1979, и др.). Кроме того, зная относительные показатели и характеристику местоположения, с показателями которого они сравниваются, всегда можно найти абсолютные значения для того или иного периода. Именно относительные показатели можно использовать в регионах с подобным климатом для деревьев с аналогичными формами кроны и сходными формами рельефа. Характеристика фоновых участков (плато), с которыми сравнивается каждый тип фитоклимата, приведена ниже (см. таблицу).

Фоновые местоположения получают 7172.0 МДж/м^2 суммарной радиации в год, в декабре, апреле и июне приход радиации составляет соответственно 259.6, 611.3, 946.2 МДж/м^2. Средние многолетние температуры поверхностного слоя почвы составляют в январе 2—4, весной — 10—18, летом — 32—36 °C («Справочник по климату СССР», 1967). Поверхность почвы зимой имеет среднюю температуру 3—6, средний ночной минимум в это время составляет — 1—4, весной минимальные температуры поверхности почвы положительные — 3—9°. Влажность почвы, определенная нами в период максимального развития травостоя (апрель 1978—1980 гг.), на глубине 0—40 см составила в среднем 7—12% от веса сухой почвы. Средняя скорость ветра — 1.6—2.7 м/с зимой и 3.1—3.5 м/с весной и летом (в Кызыл-Джарс, в 1978—1980 гг.), нередко скорость ветрового потока больше. По нашим данным, содержание гумуса в почве составляет 0.8—2.0%.

Степень влияния дерева на среду зависит от его фенологического состояния. Поскольку сомкнутость кроны фисташки настоящей резко возрастает в апреле с появлением листвы, в это время резко усиливается средообразующая роль деревьев, поэтому в таблице приводятся данные, характеризующие фитоклимат фисташки настоящей в период ее относительного покоя (зима и ранняя весна) и в период с развитой листвой (лето). Приуроченность типов фитоклимата к определенным формам рельефа и ассоциациям фисташников, а также связанные с определенным фитоклиматом микрогруппировки травяной растительности и типы подкроновых пятен перечислены ниже.

1. Самый теплый, очень сухой фитоклимат формируется под всеми деревьями на крутых южных склонах, под молодыми деревьями — на пологих южных склонах в кустарниковых, кустарниково-кузиниевых, кустарничковых, злаковых, анизантовых и других фисташниках. Под этими деревьями чаще всего встречаются микрогруппировки Poa bulbosa+Anisantha sericea, Poa bulbosa+Ephemerae, Poa bulbosa+Bromus danthoniae, Bromus danthoniae+Ephemerae, Anisantha sericea+Bromus danthoniae, Roemeria refracta+Anisantha sericea и другие, к этому фитоклимату приурочены анизантовые, костровые, разнотравные подкроновые пятна.

2. Очень теплый, сухой фитоклимат формируется под молодыми деревьями с зонтиковидной кроной в кузиниевых, кустарничковых, разнотравно-мятликовых и других фисташниках на склонах западной экспозиции. Влияние деревьев на среду небольшое, поэтому под кронами наиболее часто встречаются микрогруппировки Poa bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, Poa bulbosa+Bromus danthoniae, Poa bulbosa+Ephemerae, Carex pachystylis+Ephemerae, Roemeria refracta+Ephemerae и другие, которые входят в состав мятликовых, осоково-мятликовых, осоковых, разнотравных подкроновых пятен.

3. Теплый, сухой фитоклимат формируется под средневозрастными деревьями с зонтиковидной и приподнятой полушаровидной кроной в кустарниковых, кустарниково-кузиниевых, кустарничковых, разнотравно-кузиниевых, кузиниевых, злаковых анизантовых фисташниках на южных и западных склонах. Здесь отмечены микрогруппировки Poa bulbosa+Bromus danthoniae, Poa bulbosa+Anisantha sericea, Poa bulbosa+Ephemerae, Carex pachystylis+Poa bulbosa, Bromus danthoniae+Hordeum distichon, Bromus danthoniae+Ephemerae, Bromus danthoniae+Anisantha sericea и другие, входящие в состав анизантовых, мятликовых, разнотравных, костровых подкроновых пятен.

4. Относительно теплый, довольно сухой фитоклимат формируется под молодыми деревьями с зонтиковидной кроной в эфемерово-мятликово-осоковых, эспарцетово-осоковых, мурециево-мятликово-осоковых, разнотравных фи-

Характеристика типов фитоклимата фисташки настоящей в Пуль-и-Хатумской фисташковой роще

Шкала типов фитоклиматов	Качественная оценка фитоклимата	Возраст дерева [1]	Форма кроны [2]	Сомкнутость кроны,[3] %	Проникающая под крону радиация,[4] %	Разность температуры почвы, С°[5]					Влажность почвы [4], [6]	Содержание гумуса в слое 0—5 см, %
						на поверхности			на глубине 20 см			
						минимальная	максимальная	среднесуточная	максимальная	среднесуточная		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1	Самый теплый, очень сухой	М, С	З	$\frac{10-15}{40-50}$	$\frac{70-80}{30-40}$	+3	$\frac{+3+4}{-2}$	$\frac{+4}{0-2}$	$\frac{-1.0}{-4.0}$	$\frac{-0.5-1.5}{-1.0}$	$\frac{0.4-0.5}{1.0-1.5}$	0.5—1.0
2	Очень теплый, сухой	М	»	$\frac{10-15}{40-50}$	$\frac{75-80}{30-40}$	+2	$\frac{+1-1}{-4}$	$\frac{+2}{-1-2}$	$\frac{0.0-1.5}{-4.0}$	$\frac{-0.5-1.5}{-1.0-2.0}$	$\frac{0.5}{1.0-1.5}$	0.7—1.0
3	Теплый, сухой	С	З, ПП	$\frac{20-40}{65-70}$	$\frac{50-55}{30-40}$	+1+2	$\frac{+2-2}{-4}$	$\frac{+2-3}{-4-5}$	$\frac{-1.0-2.5}{-5.0}$	$\frac{-0.5-2.5}{-1.5-4.5}$	$\frac{0.7-1.5}{1.4-1.8}$	0.8—1.1
4	Относительно теплый, довольно сухой	М	З	$\frac{15-20}{50-55}$	$\frac{60-70}{25-35}$	0+1	$\frac{-1-2}{-10-11}$	$\frac{0-2}{-4-5}$	$\frac{-2.0-2.5}{-4.5-6.0}$	$\frac{-1.5-2.0}{-4.0-4.5}$	$\frac{1.0-1.5}{1.0-2.0}$	1.0
5	Относительно теплый, сухой	»	З, ПП	$\frac{20-25}{60}$	$\frac{55-65}{25-30}$	0	$\frac{-2-4}{-9-13}$	$\frac{0-3}{-4-5}$	$\frac{-0.5-2.5}{-5.0-6.5}$	$\frac{-2.0}{-4.0-5.0}$	$\frac{0.7-0.8}{1.5-2.0}$	1.0—1.5
6	Относительно теплый, слабо увлажненный	С	ПП, ПП—ПЛ	$\frac{45-55}{70-75}$	$\frac{60-70}{20-25}$	0+3	$\frac{-5-8}{-15-20}$	$\frac{-2-4}{-7-10}$	$\frac{-1.0-3.5}{-4.5-6.0}$	$\frac{-0.5-2.0}{-3.0-5.0}$	$\frac{1.3-2.0}{1.3-2.0}$	1.0—1.5
7	Прохладный, слабо увлажненный	»	З, ПП	$\frac{50-60}{70-80}$	$\frac{35-40}{20-30}$	0+1	$\frac{-4-10}{-13-15}$	$\frac{-1-3}{-5-7}$	$\frac{-2.5-4.0}{-5.5-7.0}$	$\frac{-2.0-3.5}{-4.0-6.0}$	$\frac{1.4-1.7}{1.5-2.0}$	1.0—1.5
8	Холодный, увлажненный	»	ПП, ПП—ПЛ, ПЛ	$\frac{50-55}{75-80}$	$\frac{40-45}{20-30}$	0+1	$\frac{-4-9}{-14-18}$	$\frac{-2-5}{-7-9}$	$\frac{-1.5-4.0}{-6.5-7.5}$	$\frac{-2.0-3.0}{-4.5-7.0}$	$\frac{1.5-2.0}{2.0-2.5}$	1.2—1.9
9	Самый холодный и влажный	Ст	ПЛ, ПП—ПЛ	$\frac{60-75}{80-90}$	$\frac{15-25}{10-25}$	+1+3	$\frac{-8-14}{-20-27}$	$\frac{-7-10}{-9-15}$	$\frac{-2.5-4.5}{-8.5-9.5}$	$\frac{-3.0-5.0}{-5.0-8.0}$	$\frac{2.0-2.5}{2.5-3.5}$	2.3—2.7

[1] М — молодые (100 лет), С — средневозрастные (100—300), Ст — старые (300 лет). [2] З — зонтиковидная, ПП — полушаровидная, приподнятая, ПЛ — подушковидная лежачая. [3] В числителе в графах 5, 6, 8—11 — для зимнего и ранневесеннего периодов при отсутствии листвы, в знаменателе — для лета при развитой листве. [4] Отношение к значениям фоновым (на межкроновом пространстве). [5] Дана по сравнению с фоновым значением (величину со знаком «+» — прибавить, а со знаком «—» — отнять от фонового значения). [6] В числителе — на глубине 5, в знаменателе — 20 см.

сташниках на выровненных участках. Под деревьями чаще всего встречаются микрогруппировки Poa bulbosa+Carex pachystylis, Poa bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, Poa bulbosa+Ephemerae, Carex pachystylis+Poa bulbosa, Roemeria refracta+Ephemerae, Bromus danthoniae+Carex pachystylis+Poa bulbosa и другие, входящие в состав осоково-мятликовых, костровых, мятликовых, разнотравных подкроновых пятен.

5. Относительно теплый, сухой фитоклимат формируется под молодыми и средневозрастными деревьями с зонтиковидной и полушаровидной приподнятой кроной в разнотравно-мятликовых, разнотравно-осоково-мятликовых, эспарцетово-осоково-мятликовых, осоково-мятликовых фисташниках на северных и восточных склонах. Под кронами распространены микрогруппировки Poa bulbosa+Carex pachystylis, Poa bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, Carex pachystylis+Poa bulbosa, Poa bulbosa+Ephemerae, Hordeum distichon+Ephemerae, Papaver pavoninum+Hordeum distichon и др. К этому типу фитоклимата приурочены осоково-мятликовые, мятликовые, осоковые подкроновые пятна.

6. Относительно теплый, слабо увлажненный фитоклимат формируется под средневозрастными деревьями, образующими полушаровидную приподнятую и промежуточную между приподнятой и лежачей крону, в эфемерово-мятликово-осоковых, эспарцетово-осоково-мятликовых, мурециево-осоково-мятликовых, псоралеевых, разнотравных и других фисташниках на выровненных участках. К данному типу фитоклимата приурочены микрогруппировки Poa bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, Poa bulbosa+Ephemerae, Carex pachystylis+Poa bulbosa, Carex pachystylis purum, Carex pachystylis+Ephemerae, Hordeum distichon purum, Hordeum distichon+Ephemerae, Hordeum leporinum purum, Papaver pavoninum+Hordeum distichon и другие, входящие в состав заячьеячменных, двурядноячменных, осоково-мятликовых, мятликовых подкроновых пятен.

7. Прохладный, слабо увлажненный фитоклимат формируется под старыми деревьями, образующими зонтиковидную, полушаровидную приподнятую крону в кустарниковых, кустарничковых, кустарниково-кузиниевых, разнотравно-кузиниевых, кузиниевых, анизантовых и других фисташниках на южных и западных склонах. Влияние этих деревьев на микроклимат хорошо выражено, к их подкроновым пятнам анизантового, кострового, разнотравного, двурядноячменного типа приурочены микрогруппировки Anisantha sericea+Bromus danthoniae, Anisantha sericea+Hordeum distichon+Ephemerae, Roemeria refracta+Anisantha sericea, Bromus danthoniae+Ephemerae.

8. Холодный, увлажненный фитоклимат формируется под средневозрастными деревьями с полушаровидной приподнятой, промежуточной между приподнятой и лежачей (редко лежачей) кроной в эспарцетово-осоково-мятликовых, осоково-мятликовых, осоковых, эфемерово-осоковых, полынно-осоково-мятликовых фисташниках на северных и восточных склонах. Влияние деревьев на среду значительно, и это обусловливает приуроченность к ним следующих микрогруппировок: Poa bulbosa+Carex pachystylis, Poa bulbosa+Carex pachystylis+Ephemerae, Poa bulbosa+Ephemerae, Carex pachystylis+Poa bulbosa, Carex pachystylis+Ephemerae, Hordeum leporinum purum, Hordeum distichon purum, Hordeum distichon+Ephemerae, Lepyrodiclis holosteoides+Hordeum distichon, Lepyrodiclis holosteoides+Ephemerae. Для данного типа фитоклимата характерны двурядноячменные, заячьеячменные, осоково-мятликовые, разнотравные подкроновые пятна.

9. Самый холодный и влажный фитоклимат формируется на выровненных участках под старыми деревьями с полушаровидной лежачей и промежуточной между лежачей и приподнятой кроной в эфемерово-мятликово-осоковых, мурециево-осоково-мятликовых, эспарцетово-осоково-мятликовых, осоково-мятликовых фисташниках. Сильное влияние деревьев на микроклимат обусловливает распространение под ними двурядноячменных, заячьеячменных, пашенниковых подкроновых пятен, которые слагаются следующими микрогруппировками: Hordeum distichon purum, Hordeum distichon+Ephemerae, Hordeum leporinum purum, Hordeum leporinum+Ephemerae, Lepyrodiclis holosteoides, Lepyrodiclis holosteoides+Hordeum distichon, Lepyrodiclis holosteoides+Ephe-

merae, Galium spurium+Ephemerae, Galium spurium+Hordeum distichon+H. leporinum.

Деревья, под которыми формируются первый и второй типы фитоклимата, менее всего влияют на среду, поэтому травяная растительность под их кронами мало отличается от растительности прилегающих межкроновых пространств; влияние деревьев с восьмым и девятым типами фитоклимата выражено сильнее всего, и их подкроновые пятна слагаются характерными только для них видами растений.

Степень благоприятности фитоклиматов фисташки настоящей для развития мезофитного травяного покрова для животных организмов (особенно млекопитающих) возрастает от первого к девятому, поэтому в жаркое время года самыми неблагоприятными являются фитоклиматы под молодыми деревьями на жарких склонах, самыми благоприятными — под старыми деревьями на северных и восточных склонах, на выровненных участках.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова Л. Н., Найденова О. А. Лабораторно-практические занятия по почвоведению. Л.: Колос, 1976. 280 с. — *Береснева И. А.* Особенности микроклимата горной лесостепи восточного Хангая. — В кн.: География и динамика растительного и животного мира МНР. М.: Наука, 1978, с. 80—82. — *Горелова Т. Г.* Формирование подкроновой травяной растительности в фисташниках Бадхыза. — Тез. докл. Всесоюзн. науч. конф. по комплексному изучению и освоению пустынных территорий СССР. Секция III. Ашхабад, 1976, с. 32—33. — *Запрягаева В. И.* Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964. 696 с. — *Иванов Л. А., Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л., Юрина Е. В.* Фотосинтез и транспирация древесных пород в различных климатических зонах. — В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 121—128. — *Левичев И. Г.* О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР). — Бот. журн., 1975, т. 60, № 7, с. 969—976. — *Линчевский И. А.* Растительность Бадхыза. — В кн.: Растительные ресурсы Туркменской ССР, вып. 1. Л.: ВИР, 1935, с. 185—291. — *Ловелиус Н. В., Горелова Т. Г., Кузнецов В. Н.* Рост фисташки (*Pistacia vera* L.) (*Anacardiaceae*) в Бадхызе за последние 100 лет и возможности его прогнозирования. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 10, с. 1491—1497. — *Микроклимат* СССР/Под ред. И. А. Гольцберг. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 286 с. — *Микроклимат* холмистого рельефа и его влияние на сельскохозяйственные культуры/Под ред. И. А. Гольцберг. Л.: Гидрометеоиздат, 1962. 250 с. — *Нечаева Н. Т.* Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1958. 214 с. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г.* Экологическая классификация однолетних растений Каракумов. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 11, с. 1689—1705. — *Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г.* Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М.: Наука, 1973. 244 с. — *Попова Е. Н.* Некоторые особенности линейного роста годичных побегов фисташки настоящей в Бадхызе. Деп. в ВНИИТЭИСХ, № 177-81. Деп. от 2 XI 1981. — *Роде А. А.* Методы изучения водного режима почв. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 244 с. — *Руководство* по изучению микроклимата для целей сельскохозяйственного производства. Л.: Гидрометеоиздат, 1979. 152 с. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Смольский Н. В., Смирнов Н. Н.* Фисташники Бадхыза. — Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1931, т. 26, № 4, с. 221—382. — *Справочник* по климату СССР, вып. 30. Ч. 2. Температура воздуха и почвы. Л.: Гидрометеоиздат, 1967. 244 с. Ч. 4. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров. Л.: Гидрометеоиздат, 1969. 168 с. — *Сух И. С.* Определение возраста фисташки по диаметру ствола и ширине кроны. — Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 1974, с. 71—73. — *Хромов С. П., Мамонтова Л. И.* Метеорологический словарь. Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 568 с.

Одесский государственный университет.

Получено 4 II 1982.

УДК 581.4 : 582.26

С. К. Джафарова

К МОРФОЛОГИИ *DITYLUM BRIGHTWELLII* (*BACILLARIOPHYTA*)

S. K. DZHAFAROVA. ON THE MORPHOLOGY OF *DITYLUM BRIGHTWELLII* (*BACILLARIOPHYTA*)

Изложены новые данные об ультраструктуре панциря *Ditylum brightwellii*, полученные посредством электронной микроскопии. Прослежены отдельные этапы морфогенеза некоторых элементов панциря.

Ditylum brightwellii (West) Grun. ex Van Heurck — планктонная диатомея, слабо изученная в отношении морфологии, несмотря на ее широкое распространение. Вид обладает довольно крупным, но очень нежным, тонкостенным панцирем, что не позволяло уточнить его строение в период светооптических исследований. Наиболее полные описания этого вида с помощью светового микроскопа осуществлены F. Hustedt (1930), M. Lebour (1930), А. И. Прошкиной-Лавренко (1955, 1963), N. Hendey (1964) и др., но диагнозы этих авторов, естественно, не давали четкой картины строения краевого гребня, центрального выроста и т. д. Были опубликованы и отдельные снимки экземпляров этого вида (сделаны с помощью электронного микроскопа), не дающие, однако, полного представления о структуре их панциря (Okuno, 1952; Hasle, 1975; Stosch, 1975).

Исследовали клоновую культуру *D. brightwellii*, выделенную из планктона Черного моря Л. А. Ланской. Культуру выращивали при естественном освещении и комнатной температуре на питательной среде Гольдберга. Исследовать природный материал нам не удалось, так как в доступных нам сборах планктона Черного моря клетки этого вида единичны.

Панцири очищали от органики холодным способом (Hendey, 1938; Hasle, Fryxell, 1970). Затем для исследования их в трансмиссионном электронном микроскопе (ТЭМ) капли суспензии очищенных в дистиллированной воде панцирей наносили на опорные сетки, предварительно покрытые пленкой-подложкой из формвара, и подсушивали. Для работы на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) панцири предварительно напыляли золотом (Караева, Шевченко, 1974). Использовали микроскопы фирмы «JEOL» — JEM-100B и JSM-35C.

В настоящей статье принята терминология, предложенная R. Ross с соавторами (1979). При этом для термина «valve face» предлагается русский эквивалент — «собственно створка» как часть створки ,ограниченная загибом. Использование же дословного перевода этого термина как «поверхность створки» может привести к ошибочному его толкованию и смысле всей поверхности створки, включая и загиб ее. Мы используем также термин «петля» для обозначения сдвоенных элементов, образующих свободную часть краевого гребня исследуемого вида.

Ниже приводится диагноз вида по данным электронной микроскопии.

Ditylum brightwellii (West) Grun. ex Van Heurck, emend. Dzhaf.

Grunow ex Van Heurck, 1880—1885: 19b, pl. 114, fig. 3—9; *D. brightwellii* f. *tetragona* Hustedt, 1930: 785—786, fig. 459b.

Панцирь тонкостенный, цилиндрический, у самых концов форма его становится призматической трех-, четырех-, пяти-, реже шестигранной, соответственно форме створки (грани закруглены в виде бугорков или горбиков) (рис. 1, *1* — см. вклейку). Поясок состоит из многочисленных сегментов различной формы: округло-прямоугольных, длиной 12—15 мкм, или в виде коротких (рис. 1, *2*), редко длинных лент 20 мкм длины и более, ширина сегментов 5—8 мкм, края их тонкие, бесструктурные, ровные, у лентовидных — иногда изрезанные, волнистые. В большинстве своем сегменты имеют лигулы (рис. 1, *3*), иногда и короткие антилигулы или, наоборот, выемки на месте последних. Обычно лигула имеет вид узкого тонкого выроста (рис. 1, *3*), очень редко встречались сегменты с широкой лигулой (рис. 1, *4*). Сегмент, прилегающий к створке (вальвокопула), не имеет лигулы (рис. 1, *2*). Края сегментов окаймлены очень тонким, бесструктурным слоем кремнезема; на проксимальный к загибу створки край сегмента ложится дистальный край предыдущего сегмента, и, таким образом, сегменты черепитчато налагаются друг на друга. Структура всех сегментов одинакова: ряды пор, 35—40 рядов в 10 мкм, проходящие вдоль сегмента под некоторым углом к его продольной оси. На самой лигуле поры расположены беспорядочно (рис. 1, *4*).

Собственно створка трех-, четырех-, пяти-, реже шестилучевая, диаметр ее 10—15, на углах — 18—26 мкм. Загиб отходит от створки под большим углом, диаметр створки у свободного края загиба больше, чем диаметр собственно створки, и равен 35—38, высота загиба — 12—15 мкм. Свободный край загиба неровный, волнистый, иногда сильно выемчатый. От углов собственно створки на загибе образуются горбики, между которыми поверхность загиба чаще всего волнистая. Все неровности рельефа загиба сглаживаются к его свободному краю. Рельеф собственно створки несколько повышается, а сам кремнеземный слой утолщается к центру, где расположен двойной двугубый вырост (рис. 1, *1*). Его наружная часть выступает в виде длинной, прямой, сильно окремнелой трубки, около 30 мкм длины, с зубчатым свободным краем (рис. 1, *5*). Вырост окружен центральным полем, ограниченным кольцом сквозных пор (рис. 1, *6*, *7*). На неодинаковом расстоянии от них начинаются радиальные ряды ареол; базальный кремнеземный слой между рядами ареол пронизан неравномерно расположенными порами (рис. 1, *8*). Рядов ареол у центра 6—10 в 10 мкм. Ареолы замкнуты велумом типа «рота» (рис. 1, *7*), расположенным на наружной поверхности створки. У краев створки частота рядов ареол увеличивается за счет вклинивающихся рядов различной длины. Ближние к центру ареолы наиболее крупные, кроме того, они, по-видимому, сливаются по две-три в процессе морфогенеза клетки, образуя более длинные ареолы (рис. 1, *9*), с сохранением велума того же типа. Близ центра ареол в ряду 15—18 в 10 мкм, к краю створки они мельчают и число их доходит до 24 в 10 мкм. Загиб имеет ту-же структуру, что и собственно створка, процесс мельчания ареол в ряду здесь продолжается, их число в ряду доходит до 32 в 10 мкм, а число рядоа — до 26 в 10 мкм. Ареалы на загибе никогда не сливаются. Край загиба окаймлен очень тонким бесструктурным слоем кремнезема, накладывающимся на подобный же край прилегающей вальвокопулы (рис. 1, *10*).

В месте перехода створки в загиб, под углом к ней развивается краевой гребень сложного строения. Цельный у основания, в дистальной части на уровне $^2/_3$ своей высоты он рассечен на сдвоенные в виде петель элементы. В своей верхней трети края этих элементов слегка свернуты в виде желобков, разворачивающихся к основанию (рис. 2, *1* — см. вклейку), в отдельных случаях на концах желобки развернуты полностью (рис. 2, *2*). На вершинах петель имеются сильно окремнелые округлые утолщения, от которых отходят один-два кремнеземных отростка в виде коротких шипиков (рис. 2, *2*).

На внутренней поверхности створки, в центре ее, расположено внутреннее окончание центрального выроста в виде конусовидного бугорка, на котором друг против друга находятся две щели (рис. 1, *6*, *7*), определившие наименование центрального выроста как двойного двугубого. Следует, однако, отметить, что вокруг щелей нет утолщений, обычно характерных для двугубых выростов. На внутренней поверхности створки хорошо различимо утолщение краев пор, особенно центральных (рис. 1, *6*. *7*).

Исследованная клонован культура *D. brightwellii* позволила выявить неправомерность выделения Hustedt (1930) f. *tetragona* как самостоятельного таксона, поэтому мы сочли возможным внести ее в синонимику. Другая форма этого вида, указанная Hustedt как *f. biangulata*, в нашем материале не наблюдалась. В культуральном материале, представляющем потомство одной клетки, встречались панцири с трех-, четырех-, пяти- и шестилучевыми створками.

Как было известно ранее из литературных данных, *D. brightwellii* имеет краевой гребень в виде тонких, ресницеподобных щетинок (Hustedt, 1930; Прошкина-Лавренко, 1955). Позднее G. Hasle (1975) отмечала бахромчатое строение гребня, однако в деталях строение этого элемента оставалось неизвестным. Исследование культурального клонового материала выявило наличие в нем створок с гребнями различного строения, как почти цельных, так и сильно рассеченных, описанных нами выше, со всеми переходами между ними (рис. 2, *3—6*). Один из крайних вариантов, таким образом, представлял почти цельный гребень в виде очень тонкой пластины с небольшими отверстиями в виде коротких, равномерно расположенных щелей, ориентированных поперек него (рис. 2, *3*) и не достигающих свободного его края, который оставался цельным (см. также рис. 1, *1*). Исследование створок с гребнями, промежуточными по строению между крайними вариантами, позволяет предположить, что они представляют собой различные стадии морфогенеза этого элемента. Описанная выше будущая петля формируется вокруг каждой щели. Створки с более цельным гребнем, прорезанным лишь небольшими щелями и имеющим нерассеченный свободный край, являются, по-видимому, более молодыми. У этих створок в процессе морфогенеза гребня происходит некоторое удлинение щелей, а также постепенная редукция тонкой кремнеземной пластины на участках между ними. Частично этот процесс представлен на рис. 2, *3—6*. Редукция направлена от свободного края гребня к его основанию и заходит ниже щелей, не достигая основания, поэтому гребень у основания на $^1/_3$ высоты сохраняет свое строение в виде цельной пластины высотой примерно в 3 мкм. На оставшихся $^2/_3$ его высоты в результате редукции кремнезема в определенных участках формируются описанные выше петли (рис. 2, *1*, *2*). При этом весь гребень представляется изогнутым S-образно, как это показано на рис. 2, *1*. Короткие шипики на свободных концах петель представляют собой кремнеземные остатки свободного края гребня по обе стороны от точки, где начиналась редукция.

Исследованный нами культурный материал представлял собой панцири, находящиеся на разных стадиях развития. Изучение его показало, что формирование рассеченного гребня является одним из завершающих этапов морфогенеза панциря.

Наш материал позволил также наблюдать отдельные сегменты, у которых от концов лигул отходят маленькие перфорированные пластинки с сильно изрезанными краями (рис. 2, *7*). Значение их неясно. Как уже отмечалось выше, сегменты в норме окаймлены узким, очень тонким неперфорированным слоем кремнезема. Однако в культуре наблюдались сегменты, отличающиеся тем, что были окаймлены значительно более широкой полосой кремнезема, местами пронизанной нерегулярно расположенными порами.

Целый ряд морфологических особенностей, по-видимому, связан с условиями культуры. Наблюдались панцири, у которых одна из створок была сдвоенной; возможно, что это является результатом нарушений в процессе деления клеток. При этом створки располагаются под тупым углом друг к другу, как это видно на рис. 2, *8*. Граница соединения двух таких створок показана на рис. 2, *9*.

Наблюдалась также изменчивость внутренней части выроста — бугорок вытягивался внутрь панциря и имел вид короткой трубочки, открытой на свободном конце, иногда этот конец был расширен (рис. 2, *10*), реже трубочка загнута. В отдельных случаях у основания подобной трубочки наблюдалось наличие щели (рис. 2, *11*). У нормально развитых створок часто на внутренней поверхности створки щели двугубого выроста слиты в одну большую (рис. 2, *12*). Пока не ясно, является ли это результатом разрушения при обработке панцирей или это конечный этап морфогенеза данного элемента.

Довольно часто наблюдалось удвоение как внутренней, так и наружной частей центрального выроста. Снаружи створки развивались две самостоятельные трубки, расположенные поблизости друг от друга (рис. 2, *13*) или исходящие из одной точки. Одна из трубок часто была укорочена или деформирована. На внутренней поверхности створки удалось наблюдать лишь два самостоятельных бугорка, причем один из них также чаще всего деформированный.

Изложенные данные об изменении морфологии *D. brightwellii* под влиянием условий культивирования, касающиеся удвоения центрального выроста и появления у отдельных панцирей сдвоенных створок, следует рассматривать как аномальные. На подобные явления обращала внимание A.-M. Schmid (1979), которая на основании собственных наблюдений, и ссылаясь на исследования других ученых, писала, что для диатомей в несбалансированной культуре характерны изменения, связанные с нарушением симметрии. Эти тератологические изменения не следует оставлять без внимания, так как, по мнению некоторых исследователей, они помогают в объяснении проблем, связанных с морфогенезом панциря диатомей.

В заключение благодарю Л. А. Ланскую, любезно предоставившую мне культуру *D. brightwellii*, и Н. И. Караеву, под руководством и непосредственном участии которой проводилась вся работа по электронно-микроскопическому исследованию материала.

ЛИТЕРАТУРА

Караева Н. И., Шевченко А. Я. К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 7, с. 988—991. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 222 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 244 с. — *Hasle G.* Some living marine species of the diatom family *Rhizosoleniaceae.* — Beih. Nova Hedw., 1975, № 53, S. 99—140. — *Hasle G., Fryxell G.* Diatoms: cleaning and mounting for light and electron microscopy. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1970, vol. 89, № 4, p. 469—474. — *Hendey N.* An efficient technique for cleaning diatoms. — J. Roy. Microscop. Soc., 1938, № 58, p. 49—52. — *Hendey N.* An introductory account of the smaller algae of british coastal waters. Part V. *Bacillariophyceae* (*Diatoms*). London, 1964. 317 p. — *Hustedt F.* Die Kieselalgen Deutschlands Österreichs und der Schweiz. Rabenhorst's Krypt. Flora, 1930, Bd 7, Teil 1. 920 S. — *Lebour M.* The planktonic diatoms of northern seas. — Ray Soc. Publ., London, 1930, № 116. 244 p. — *Okuno H.* Fossil diatoms from Japanese diatomite deposits. II. — Bot. Mag. Tokyo, 1952, № 65, p. 763—764. — *Ross R., Cox E., Karayeva N.* e. a. An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell — Beih. Nova Hedw., 1979, № 64, s. 513—533. — *Schmid A.-M.* Influence of environmental factors on the development of the valve in diatoms. — Protoplasma, 1979, vol. 99, № 1—2, p. 99—115. — *Stosch H.* An amended terminology of the diatom girdle. — Beih. Nova Hedw., 1975, № 53, p. 1—28.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова АН АзССР,
Баку.

Получено 13 I 1983.

УДК 582.542.1 (470.344+470.343+470.41)

Бот. журн., т. 69, № 5

А. В. Димитриев, Н. А. Краснов, Р. Т. Нерогова, Л. П. Теплова

HORDEUM JUBATUM (*POACEAE*) В ЧУВАШСКОЙ, МАРИЙСКОЙ И ТАТАРСКОЙ АССР

A. V. DIMITRIEV, N. A. KRASNOV, R. T. NEROGOVA, L. P. TEPLOVA. *HORDEUM JUBATUM* (*POACEAE*) IN THE CHUVASH, MARI AND TATAR AUTONOMOUS SOVIET SOCIALIST REPUBLICS

Приводятся данные о новых находках *Hordeum jubatum* в Чувашской, Марийской и Татарской АССР; указаны места находок в Волжско-Камском крае и высказано предположение о возможности дальнейшего расселения этого вида.

Североамериканское растение из сем. *Poaceae* ячмень гривастый *Hordeum jubatum* L. в последние годы проявляет определенную тенденцию к натурализации в условиях Волжско-Камского края (ВКК),[1] где раньше было известно одно местонахождение этого вида — г. Казань («Флора СССР», 1934).

В 1978 и 1979 гг. ячмень гривастый в Татарской АССР найден в 7 местах (Ильминских и др., 1981). Согласно «Определителю растений Татарской АССР», это растение иногда культивируется и изредка дичает (Марков, 1979).

В 1979 г. несколько экземпляров этого вида обнаружено на территории Раифского участка Волжско-Камского государственного заповедника вдоль шоссейной дороги, и в 1980 г. — в охранной зоне заповедника в районе зверосовхоза «Раифский».

---

[1] Волжско-Камский край принят нами в границах Чувашской, Марийской, Татарской, Удмуртской АССР и Ульяновской обл.

По сообщению Н. С. Ракова и Ю. А. Пчелкина (1980), ячмень гривастый в Ульяновской обл. отмечен впервые в августе 1973 г. на улице г. Димитровограда. В последующие годы это растение широко распространилось среди рудеральных группировок этого города, а в 1977 г. оно найдено на ж.-д. ст. Верхняя Терраса г. Ульяновска.

В Удмуртской АССР известно 5 местонахождений в г. Ижевске (Бузанов и др., 1977; Ильминских и др., 1981). На ж.-д. ст. Илеть Марийской АССР (28 VIII 1981) между ж.-д. путями мы обнаружили 25 экземпляров и на площадке выгрузки стройматериалов (кирпича) и около нее — в общей сложности еще около 50 экземпляров этого вида.

Литературные данные (Ильминских и др., 1981) свидетельствуют о культивировании этого растения в Марийской АССР.

В Чувашской АССР ячмень гривастый впервые обнаружен в 1969 г., единичные экземпляры этого вида были встречены в 4 км к юго-западу от дер. Хыркасы на обочине шоссейной дороги Чебоксары — Горький на кучах выброшенной земли около небольшого мостика.

В 1973—1976 гг. куртинки этого растения были найдены вдоль участка автострады Горький—Казань. Одно местонахождение было справа от дороги в 3 км от дер. Хыркасы, а второе — в 5.5 км слева от дороги. Растения встречались по склону обочины шоссе и небольшой балки в 700 м от автострады. В 1981 г. на данных участках растения этого вида не обнаружены, по-видимому, они вытеснены местными видами растений.

В 1975 г. 10 экземпляров этого вида найдены на песчаной косе, расположенной напротив дер. Сюктерка Чебоксарского р-на у левого берега р. Волги.

В 1980 г. два экземпляра ячменя гривастого обнаружены между ж.-д. путями на ст. Чебоксары-II; в 1982 г. это местонахождение подтвердилось: было отмечено 4 экземпляра. 19 VI 1981 между остановками поезда Вагоноремонтный завод и Канаш-II на разгрузочной площадке товарных вагонов встречено около 45 мощно развитых куртинок этого вида. В сентябре 1981 г. мы повторно посетили это место; многие растения были засыпаны землей при подравнивании площадки бульдозером, но все же небольшое число особей сохранилось.

С 1978 г. данный вид культивируется как декоративное растение на пришкольном участке средней школы № 30 г. Чебоксары.

В естественных сообществах и агрофитоценозах в качестве сорняка это растение нами не обнаружено.

Из анализа мест находок ячменя гривастого в ВКК можно установить, что он встречается на ж.-д. станциях (чаще на площадках погрузки и выгрузки), в крупных городах в рудеральных местах, вдоль шоссейных дорог, а также возделывается любителями на приусадебных участках как декоративное растение.

Этот вид ячменя легко расселяется ветром (Раков, Пчелкин, 1980) и является как бы спутником асфальтированных дорог (Нечаева, 1974). Вследствие биологических особенностей данный вид не выдерживает конкуренции с представителями местной флоры, поэтому находки его на одном и том же месте редки.

Из изложенного выше видно, что ячмень гривастый натурализировался, успешно размножается и расселяется в ВКК посредством различного транспорта, а также ветра (по нашим наблюдениям, только на небольшие расстояния) и все чаще встречается на урбанизированных территориях. Считаем возможным нахождение этого растения вдоль транспортных магистралей и в городах всей территории ВКК.

Гербарные образцы *H. jubatum* хранятся в Гербарии Волжско-Камского заповедника, Чебоксарского ботанического сада, Чувашского государственного педагогического института им. И. Я. Яковлева.

ЛИТЕРАТУРА

Бузанов В. А., Ефимова Т. П., Сентемов В. В. Общая характеристика рудеральной флоры Удмуртии. — В кн.: Культурная и сорная растительность Удмуртии. Ижевск: Удмуртия, 1977, с. 15—21. — *Ильминских Н. Г., Димитриев А. В., Мильчаков Л. В.* О некоторых редких и новых адвентивных растениях во флоре Волжско-Камского края. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 8, с. 1221—1224. — *Марков М. В. Poaceae.* — В кн.: Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1979, с. 45—78. — *Нечаева А. П.* *Hordeum jubatum* L. в пределах Нижнего Приамурья. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 542—545. — *Раков Н. С., Пчелкин Ю. А.* Флористические находки в Ульяновской области. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 711—713. — *Флора* СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, т. 2. 792 с.

Чувашский педагогический институт,
Чебоксарский ботанический сад.

Получено 25 V 1983.

УДК 575.3/.7 : 561.232

Бот. журн., т. 69, № 5

Л. Р. Батурина

О РЕДКОЙ И НЕДОСТАТОЧНО ИЗУЧЕННОЙ СИНЕЗЕЛЕНОЙ ВОДОРОСЛИ *CYLINDROSPERMUM GREGARIUM* (*ANABAENACEAE*)

L. R. BATURINA. ON THE RARE AND LITTLE STUDIED BLUE-GREEN ALGA *CYLINDROSPERMUM GREGARIUM* (*ANABAENACEAE*)

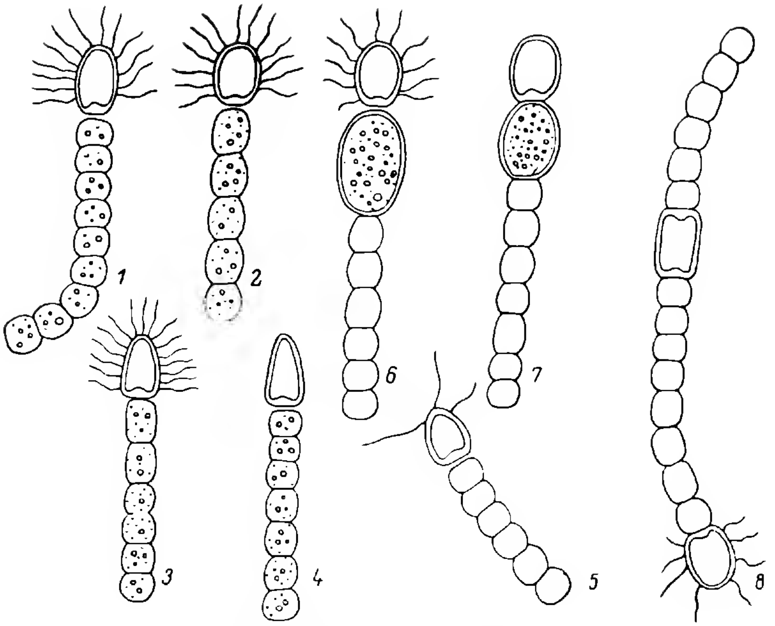
По данным исследования *Cylindrospermum gregarium* из горячих источников Таджикистана (Ходжа-Обигарм и Джиланды) дан его расширенный диагноз и уточнено систематическое положение; приведена экологическая характеристика.

В группе термальных источников Ходжа-Обигарм (Центральный Таджикистан) нередко в массе развивается синезеленая водоросль *Cylindrospermum gregarium* (Zakrz.) Elenk. (см. рисунок).

Этот вид впервые был описан Б. С. Закржевским (1934) из горячих источников Ходжа-Обигарм под названием *Anabaena gregaria* Zakrz. Основанием для отнесения данного вида к роду *Anabaena* Bory явилось, очевидно, наличие интеркалярных гетероцист. А. А. Еленкин (1938), критически пересмотрев этот вид, отнес его к роду *Cylindrospermum* Kütz. на том основании, что постоянным признаком для него является все же наличие терминальных гетероцист. Дальнейшее изучение *C. gregarium*, обнаруженного Ш. И. Коганом (1973) в озерах поймы реки Мургаб (Туркмения), показало, что интеркалярные гетероцисты у этого вида встречаются крайне редко. Так, при просмотре нескольких десятков трихомов они были обнаружены только однажды. В материале, собранном нами в термальных источниках Таджикистана с температурой воды 26—58 °C, интеркалярные гетероцисты у *C. gregarium* встречались единично, хотя и было просмотрено большое число проб.

Систематическое положение *C. gregarium* среди видов рода *Cylindrospermum* до последнего времени было неопределенным, так как для этого вида не существовало описание спор и он рассматривался как сомнительный, требующий дальнейшего изучения (Еленкин, 1938; Кондратьева, 1968). Мы обнаружили споры и ввиду недостаточного описания вида *C. gregarium* дополняем его по материалам из горячих источников Таджикистана.

Дерновинки слизистые, в виде пленок, бледно- или ярко-сине-зеленого цвета. Трихомы изогнутые, реже прямые, у поперечных перегородок перешнурованные. Вегетативные клетки боченкообразные или удлиненно-боченкообразные, реже шаровидные или цилиндрические, (2.5) 3.0—4.0 (6.5) мкм шир., (2.5) 3.0—6.5 мкм дл. Гетероцисты терминальные, очень редко интеркалярные. Терминальные гетероцисты овальные, эллипсоидные или слабоконусовидные с закругленными концами, реже округлые, (2.8) 4.0—5.5 мкм шир., (4.0) 5.0—10.0 мкм дл. Оболочка зрелых гетероцист усеяна нитевидными бактериями из рода *Ophryothrix*. Интеркалярные гетероцисты прямоугольные, 4.0—5.5 мкм шир., 6.0—8.0 мкм дл. Споры одиночные, эллипсоидные, с гладкой бесцветной оболочкой, 5.0—9.5 мкм шир., 8.5—23.0 мкм дл.



Cylindrospermum gregarium.

1—5 — трихомы без спор; 6—7 — трихомы со спорами; 8 — трихом с интеркалярной гетероцистой.

Факт отсутствия спор в материале Закржевского (1934) можно объяснить, по-видимому, высокой температурой (65—68 °С) воды источника, потому что мы обнаружили споры лишь в материале, собранном в октябре в источниках с температурой воды 26—35°, а при температуре 45—58 °С в октябрьских же пробах споры отсутствовали. С другой стороны, в летних, весенних и зимних пробах даже при низких температурах (20—35 °С) споры также не были обнаружены.

C. gregarium наиболее близок к *C. minutissimum* Collin и *C. licheniforme* (Bory) Kütz., но отличается от первого размером и формой вегетативных клеток и гетероцист, а от второго — формой и бо́льшими размерами гетероцист и спор.

Для экологической характеристики *C. gregarium* имеется еще мало данных. Этот вид обнаружен в пойменных озерах дельты р. Мургаб (Коган, 1973), а также в солоноватоводных водоемах Украины (Кондратьева, 1968). Мы эту водоросль обнаружили в группе термальных источников Ходжа-Обигарм (Центральный Таджикистан) и Джиланды (Восточный Памир), где *C. gregarium* развивается на дне и по краям небольших стоячих и текучих водоемов, в широком интервале температур от 26 до 58 °С. Оптимальная температура для развития этого вида, по нашим данным, — 50 °С. На основании имеющихся в литературе и наших данных *C. gregarium* следует считать эвритермным, пресноводно-солоноватоводным видом.

ЛИТЕРАТУРА

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР, т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 986—1910. — *Закржевский Б. С.* О термофильных дробянках горячих источников Таджикистана.— Бюл. Сред.-Аз. гос. унив., 1934, т. 19, с. 141—150. — *Коган Ш. И.* Водоросли водоемов Туркменской ССР, т. 2. Ашхабад: Ылым, 1973. 210 с. — *Кондратьева Н. В.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР, вип. 1, ч. 2. Київ: Наук. думка, 1968. 524 с.

Институт ботаники АН ТаджССР,
Душанбе.

Получено 7 II 1983.

УДК 576.312.37 : 582.675

Бот. журн., т. 69, № 5

Н. Д. Агапова

КАРИОТИП *RANUNCULUS TENUILOBUS* (*RANUNCULACEAE*)

N. D. AGAPOVA. A KARYOTYPE OF *RANUNCULUS TENUILOBUS* (*RANUNCULACEAE*)

Впервые определено число хромосом и изучен кариотип у среднеазиатского лютика *Ranunculus tenuilobus*. Как и у других, изученных к настоящему времени видов секции *Ranunculastrum*, у *R. tenuilobus* основное число x=8, это диплоид с 2n=16. Впервые у представителя этой секции в наборе обнаружены две пары спутничных хромосом (субакроцентрическая и телоцентрическая), выявленные нами ранее в кариотипах двух видов секции *Ranunculus*.

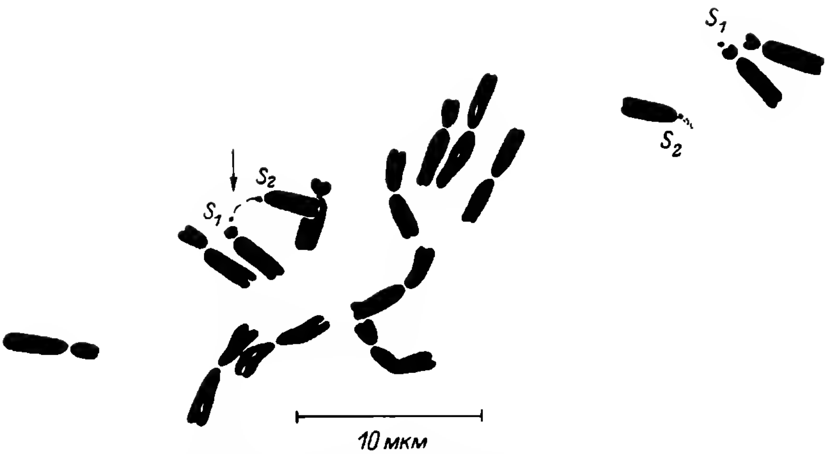
Секция *Ranunculastrum* DC. объединяет виды, которые обладают корнями двух типов — наряду с тонкими имеются клубневидно утолщенные корни, покоящиеся летом; цветоложе удлиненное, орешки сжатые, с длинным носиком. Секция включает в основном средиземноморские виды (около 64), из них три — североафриканские эндемики (Maire, 1964). П. Н. Овчинников (1937) приводит для СССР 29 видов, из которых 16 — эндемики Средней Азии.

R. tenuilobus Regel ex Kom. распространен в Средней Азии, на территории Таджикской ССР, в Памиро-Алае и на Тянь-Шане (Овчинников, Кочкарева, 1975). Мы исследовали корни живых растений, привезенных Е. А. Толмачевой: ТаджССР, ущелье Кондара (30 км от Душанбе), сев. склон, кленовник (*Acer turkestanicum* Pax), 17 X 1980, посевной № 632. Растения находятся в экспериментальной оранжерее группы биосистематики Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Методика исследования описана ранее (Агапова, 1981). Названия морфологических типов хромосом даны в соответствии с хромосомной терминологией, предложенной для «Ботанического журнала» (Агапова, Гриф, 1982). Впервые для данного вида определено диплоидное число хромосом 2n=16 (см. рисунок), общая суммарная длина хромосом диплоидного набора — 74.07—92.71 мкм. Размеры хромосом в наборе — от 5.94 (7.02) до 2.97 (4.32) мкм. Переход от длинных хромосом к коротким — очень постепенный. В диплоидном наборе имеются 3 пары метацентрических хромосом со средним значением центромерного индекса (I^c) 45.74, 2 пары субметацентрических хромосом (индекс 30.00), одна пара субакроцентрических хромосом (I^c=23.15), одна пара субакроцентрических (I^c=13.87) с точечным спутником и одна пара телоцентрических спутничных хромосом, занимающих по величине всегда последнее место в наборе. Хорошо выраженные точечные спутники у этой пары наблюдались только на одной метафазной пластинке. В трех случаях можно было видеть ассоциацию одной акроцентрической спутничной хромосомы с одной телоцентрической, такое же явление описано нами ранее у *R. polyanthemos* L. (Агапова, Земскова, 1983). Как правило, у телоцентрической спутничной пары спутник деспирализован и имеет вид столбика или облачка нечетких очертаний. Спутничные субакроцентрики — VI или VII пары в наборе. Таким образом, у данного вида имеются две разные пары спутничных хромосом (субакроцентрическая и телоцентрическая), обнаруженные нами ранее впервые у видов секции *Ranunculus* — *R. nemorosus* DC. (Агапова, 1981) и *R. polyanthemos* L. (Агапова, Земскова, 1983).

В настоящее время известны числа хромосом для 23 видов секции *Ranunculastrum* — примерно для трети ее представителей. Все изученные виды относятся к серии с основным числом x=8. Приведенное R. Maire (1964) для *R. millefoliatus* Vahl n=7, возможно, основанное на определении O. Langlet (1932), скорее всего ошибочно, так как число хромосом у этого вида (на материале, определенном Т. Тьютином и П. Дэвисом) изучено D. Goepfert (1974) у растений из четырех популяций и было постоянно 2n=16.

В секции *Ranunculastrum* в основном преобладают диплоиды. Есть виды, у которых наряду с диплоидным числом встречаются полиплоидные числа. Так, кроме 2n=16, М. Т. Попова (1973; Popova, 1972) сообщает для *R. psilostachys* Griseb. тетраплоидное число 2n=32, для *R. rumelicus* Griseb. наряду с диплоидным — триплоидное — 2n=24. У *R. stojanovii* Delip. она установила



Хромосомы *Ranunculus tenuilobus* (2n=16).

S_1 — субакроцентрическая, S_2 — телоцентрическая пары спутничных хромосом; *стрелкой* показана ассоциация S_1 и S_2 спутничных хромосом.

только триплоидное число. К настоящему времени известны только три тетраплоидных вида, для которых определены числа 2n=32: *R. illyricus* L. (Popova, 1972; Попова, 1973; Goepfert, 1974), *R. paludosus* Poir. (Tutin, 1964), *R. monspeliacus* (Geopfert, 1974).

Данных по сравнительной кариологии видов секции *Ranunculastrum* еще немного. Кариологически изучены 5 иберийских видов этой секции (Neves, 1944, цит. по: Goepfert, 1974) с 2n=16. Попова (1973) исследовала 9 видов с территории Болгарии, из них 5 — впервые, однако, к сожалению, морфометрические данные она не приводит, рисунки очень мелкие, спутничные хромосомы ни у одного вида не выявлены, а между тем число и морфология у лютиков являются важным диагностическим признаком.

Большая работа Goepfert (1974) по определению количества ДНК у лютиков в сопоставлении с длиной хромосом и общим планом строения кариотипа содержит данные по кариологии 12 видов секции *Ranunculastrum*. Число и морфологию спутничных хромосом при сравнении кариотипов Goepfert не учитывает, по-видимому, спутничные хромосомы ему не всегда удается выявить. Общий план строения кариотипа для видов этой секции: 5 симметричных и 3 асимметричных пары. На единственном рисунке для представителя этой секции *R. cortusifolius* Willd. — одна пара спутничных хромосом субакро- или акроцентрического типа. В общих чертах кариотип изученного нами *R. tenuilobus* такого же плана строения, что и у видов секции, исследованных Goepfert, за исключением того, что в нем имеется вторая пара спутничных хромосом — телоцентрическая.

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д. Сравнительно-кариологическое исследование некоторых лютиков европейской части СССР. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 4, с. 483—493. — *Агапова Н. Д., Гриф В. Г.* О хромосомной терминологии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1280—1284. — *Агапова Н. Д., Земскова Е. А.* Исследование кариотипа *Ranunculus polyanthemos* (*Ranunculaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 3, с. 336—341. — *Овчинников П. Н.* Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора СССР, т. 7. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, с. 351—509. — *Овчинников П. Н., Кочкарева Т. Ф.* Род Лютик — *Ranunculus* L. — В кн.: Флора Таджикской ССР, т. 4. Л.: Наука, 1975, с. 92—140. — *Попова М. Т.* Цитотаксономично проучване в род *Ranunculus* L. — Изв. Бот. инст. Българска акад. наук, 1973, t. 24, с. 233—239. — *Davis P. H. Ranunculus.* — In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands, vol. 1. Edinb. Univ. Press, 1965, p. 146—197. — *Goepfert D.* Karyotypes and DNA content in species of *Ranunculus* L. and related genera. — Bot. Not. (Lund), 1974, N 127, p. 464—489. — *Langlet O. F.* Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der *Ranunculaceae* — Svensk Bot. Tidskr., 1932, Bd 26, N 4, S. 381—400. — *Maire R. Ranunculus* L. — In: Flore de l'Afrique du Nord, vol. 11. Paris, 1964, p. 112—204. — *Parsa A. Ranunculus* L. — In: Flore de l'Iran, vol. 1, P. 1. Teheran, 1951, p. 370—407. — *Popova M. T.* IOPB chromosome number reports. — Taxon, 1972, t. 21, p. 161—166. — *Tutin T. G., Ranunculus* L. — In: Flora Europaea, vol. 1. Cambridge, 1964, p. 223—238.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 V 1983.

УДК 576.312.37 : 582.738

А. К. Сытин

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ СЕКЦИИ *ONOBRYCHIUM* РОДА *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*)

A. K. SYTIN. CYTOTAXONOMIC STUDIES IN SOME CAUCASIAN SPECIES OF THE SECTION *ONOBRYCHIUM* IN THE GENUS *ASTRAGALUS* (*FABACEAE*)

Приводятся числа хромосом, определенные у 17 кавказских видов секции *Onobrychium* рода *Astragalus*. Обсуждаются возможные пути видообразования в данной таксономической группе.

Определены числа хромосом у 17 кавказских видов секции *Onobrychium* Bunge рода *Astragalus* L. У 14 видов числа хромосом определены впервые. Семена были собраны в 1981—1982 гг. из 30 природных популяций в разных местах Кавказа. Подсчет хромосом проводили на временных давленых препаратах, окрашенных лактоацетоорсеином. Анализ препаратов и фотографирование метафазных пластинок выполнены на микроскопе NU-2E (Carl Zeis Jena), объектив ×100, окуляр×8. Исследованные образцы хранятся в гербарии Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина (MOSP).

Astragalus arguricus Bunge, 2n=32. Армянская ССР, окр. г. Кировакан, № 1;[1] Нахичеванская АССР, пос. Биченах, № 2.

A. aspindzicus Manden. et Chinth., 2n=32. Грузинская ССР, пгт. Аспиндза, № 3.

A. bungeanus Boiss., 2n=56. Ставропольский край, г. Пятигорск, № 4; Северо-Осетинская АССР, пос. Унал, № 5; Грузинская ССР, окр. Тбилиси, пос. Цхнетп, № 6; 2n=16. Азербайджанская ССР, пос. Алтыагач, № 7; Дагестанская АССР, пос. Гуниб, № 8.

A. cancellatus Bunge, 2n=32. Нахичеванская АССР, г. Шахбуз, № 9; пос. Бузгов, № 10; Армянская ССР, пос. Елпин, № 11.

A. captiosus Boriss., 2n=16+2B. Дагестанская АССР, пос. Цуриб, № 12; Карачаево-Черкесская АО, г. Карачаевск, № 13.

A. circassicus Grossh., 2n=16. Краснодарский край, г. Геленджик, № 14.

A. conspicuus Boriss., 2n=16. Нахичеванская АССР, г. Нахичевань, № 15.

A. goktschaicus Grossh., 2n=40. Армянская ССР, оз. Севан, пос. Лчашен, № 16.

A. hajastanus Grossh., 2n=16. Армянская ССР, пос. Елпин, № 17.

A. kadshorensis Bunge, 2n=56. Грузинская ССР, окр. Тбилиси, пос. Коджори, № 18.

A. kozlovskyi Grossh., 2n=16. Грузинская ССР, г. Ахалцихе, № 19; пгт. Аспиндза, № 20.

A. lasioglottis Stev. ex Bieb., 2n=16+2B. Ставропольский край, ст. Подкумок, № 21.

A. mukusiensis Rech. fil., 2n=64. Армянская ССР, г. Кировакан, № 22.

A. onobrychis L., 2n=64. Ставропольский край, г. Пятигорск, хутор Садовый, № 23; Дагестанская АССР, пос. Гуниб, № 24.

A. schischkinii Grossh., 2n=32. Грузинская ССР, окр. Тбилиси, пос. Коджори, № 25.

A. shagalensis Grossh., 2n=16+2B. Армянская ССР, пос. Ваагни, № 26.

A. sevangensis Grossh., 2n=32. Армянская ССР, оз. Севан, пос. Лчашен, № 27; пос. Караглух, № 28.

Цитотаксономия астрагалов, относящихся к секции *Onobrychium*, изучена недостаточно полно. Исследования кариотипа *A. onobrychis* из разных пунктов его обширного паннонско-причерноморско-казахстанского ареала показали, что число хромосом этого вида составляет 2n=64 (ХЧЦР,[2] 1969; Majovsky e. a., 1970; Cartier, 1976, 1979; Dvořák e. a., 1977). Определены числа хромосом у *A. lydius* Boiss., *A. lycius* Boiss. и *A. mesogitanus* Boiss. (2n=16), а также у *A. karamasicus* Boiss. et Bal. (2n=32) секции *Onobrychium* из Турции (Cartier,

---

[1] Все образцы собраны автором.

[2] Хромосомные числа цветковых растений (1969).

1976, 1979). Среди кавказских видов этой секции исследованы числа хромосом у *A. interpositus* Boriss. (=*A. captiosus*) (2n=16) (Ledingham, Rever, 1963) и *A. lasioglottis* (2n=16) (Магулаев, 1980).

Секция *Onobrychium* весьма обильна видами на Кавказе, представляет немалые трудности для систематики. Многообразие этой группы связывается с ее относительной молодостью и интенсивно протекающими процессами видообразования (Гроссгейм, 1936, 1948). Число хромосом 2n=16 свойственно наиболее ксерофильным видам секции. Таковы астрагалы из Южного Закавказья — *A. conspicuus*, распространенный в Среднеараксинской котловине, где этот вид встречается в полынно-эфемеровых и гипсоносных солянковых пустынях и на глинисто-щебнистых обнаженных склонах, а также кальцефильный *A. hajastanus*, эндемичный вид восточной части Центрального Армянского нагорья, встречающийся на высоте 1000—1600 м над ур. м. Морфологический гиатус между этими родственными видами (частично симпатрическими) усиливается за счет репродуктивной изоляции, проявляющейся в неодновременности сроков цветения. 16-хромосомными являются эндемичный вид кавказского сектора Крымско-Новороссийской провинции *A. circassicus*, встречающийся на сухих доломитизированных известняках, где он растет в разреженных группировках ореофитов и ксерофитных можжевеловых редколесьях, а также *A. kozlovskyi* — эндемичный вид из Южной Грузии, обитающий в Верхнекуринском ущелье от Боржоми до Аспиндзы (где он нередко встречается на сухих гипсоносных склонах) и на Джавахетском плато.

Высокогорные криоксерофильные виды, имеющие по 16 хромосом,— *A. captiosus*, *A. shagalensis*, *A. lasioglottis*, обладают общим признаком — наличием двух B-хромосом. B-хромосомы у астрагалов были впервые обнаружены у пяти видов из Афганистана (Podlech, Dieterle, 1969). Функции B-хромосом остаются в значительной мере неясными. Известно, что B-хромосомы не являются необходимыми в жизни организма и имеются только у части индивидуумов в популяции (Müntzing, 1974); B-хромосомы построены из гетерохроматина и отличаются от хромосом основного набора меньшими размерами, формой и иным поведением в митозе и мейозе (Müntzing, 1974; Jones, 1975). Н. А. Чуксанова (1971) считает сверхкомплектные хромосомы особой формой накопления гетерохроматина. По мнению А. А. Прокофьевой-Бельговской (1977), гетерохроматин способствует быстрой адаптации организма к изменяющимся условиям среды в обеспечивает высокую частоту хромосомных перестроек и рекомбинаций, увеличивающих степень генотипической изменчивости вида. Возможно, что легкость хромосомных перестроек, происходящих во время разрывов хромосом по гетерохроматиновым районам (Чуксанова, 1971; Прокофьева-Бельговская, 1977), является основой полиморфизма (нередко проявляющегося в причудливых комбинациях признаков), свойственного группе астрагалов, к которой относятся выявленные нами обладатели B-хромосом, а также родственные им виды *A. adzharicus* M. Pop. и *A. xerophilus* Ledeb.

Полиморфный кавказский вид *A. bungeanus*, широко распространенный в степных и фриганных сообществах нижнего и среднего горных поясов, представлен двумя хромосомными расами: 16-хромосомной на Восточном Кавказе и 56-хромосомной — на Северном Кавказе и в Центральном Закавказье. Возможно, расселение этого вида происходило на Кавказе с востока и таким образом Восточный Кавказ аккумулировал наиболее примитивные малохромосомные формы. Поток мигрантов распространялся на запад в двух направлениях: по предгорьям, окаймляющим Куринскую впадину, и по предгорьям Северного Кавказа. Расселение, происходившее по слабо задерненному субстрату в открытых сообществах ореофитов, сопровождалось полиплоидизацией.

Дериват *A. bungeanus*, встречающийся в восточных отрогах Триалетского хребта на высоте 900—1500 м над ур. м. на остепненных лугах и горных разнотравно-ковыльных степях в поясе дубовых лесов, — *A. kadshorensis* — имеет 2n=56.

Наиболее высокополиплоидными (2n=64) видами в секции *Onobrychium* являются *A. onobrychis* и *A. mukusiensis*. Эти астрагалы часто встречаются в сомкнутых травянистых сообществах: *A. onobrychis* входит в состав густого травостоя луговых и ковыльных степей, а *A. mukusiensis* растет на пышных злаково-разнотравных остепненных горных лугах, тогда как другие виды секции, не достигшие высокого уровня полиплоидизации, обыкновенно произрастают в открытых группировках ореофитов, где конкурентные взаимоотношения между растениями ослаблены. Вероятно, конкурентная борьба за лимитирующий фактор освещенности в сомкнутых травянистых сообществах разрешается в пользу растений, способных к образованию мощных побегов, что свойственно *A. onobrychis* и *A. mukusiensis*, выделяющихся крупными размерами всего растения и цветков.

Обитающие в Южном Закавказье *A. sevangensis*, *A. arguricus* и *A. cancellatus* обладают индивидуальными экологическими нишами в разных горных поясах, но при этом их ареалы ограниченно перекрываются. Все три вида нередко встречаются на нарушенных местообитаниях. В зоне контакта между ними происходит интрогрессивная гибридизация, о чем свидетельствуют переходные формы. Интрогрессивные зоны отмечены нами, в частности, в среднем течении р. Джагричай в Нахичеванской АССР, на пойменных галечниках которой встречаются растения, сочетающие признаки *A. arguricus* и *A. cancellatus*. В верховьях р. Арпы в Армянской ССР скрещиваются *A. arguricus* и *A. sevangensis*. Успех скрещивания между этими видами можно объяснить равным числом хромосом у всех трех видов, по нашим определениям составляющим 2n=32. Условиями, способствующими гибридизации, являются растянутые сроки цветения всех трех упомянутых видов, начинающегося в конце мая и продолжающегося до глубокой осени, а также наличие в природе открытых группировок, в которых ослаблены конкурентные взаимодействия между растениями пойменных галечников, на которых поселяются упомянутые гибриды. Таким образом, межвидовая гибридизация астрагалов возможна при равном числе хромосом у партнеров.

Своеобразный *A. goktschaicus*, распространенный в Армянском нагорье на высоте 800—2500 м над ур. м. на сырых низкотравных лугах и на рыхлых субстратах, отличается от большинства видов секции способностью к образованию подземных корневищ и клонированию. Этот вид обладает единственным в секции *Onobrychium* числом хромосом 2n=40.

На основе кариологического анализа кавказских астрагалов секции *Onobrychium* мы приходим к выводу, что процесс видообразования в этой группе протекает наиболее интенсивно у диплоидных организмов, о чем свидетельствует значительное число диплоидных видов. Лабильность наследственной изменчивости у этих видов достигается посредством хромосомных перестроек (инверсий и рекомбинаций). Возможно, экологический фактор сухости благоприятствует видообразованию. Другим путем видообразования в секции *Onobrychium* является полиплоидия, благодаря которой осуществляется биологическая изоляция между видами, а также расширяются адаптивные возможности вида и усиливается его конкурентная способность.

Определение чисел хромосом мы проводили в лаборатории функциональной морфологии хромосом Института молекулярной биологии АН СССР. Автор благодарит А. В. Зеленина за предоставленную возможность работать в лаборатории и Н. С. Бадаева за постоянную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссгейм А. А. Анализ флоры Кавказа. Баку: Изд-во Азерб. фил. АН СССР, 1936. 260 с. — *Гроссгейм А. А.* Новые астрагалы с Кавказа. — ДАН АзССР, 1948, т. 4, № 1, с. 26—28. — *Магулаев А. Ю.* Хромосомные числа некоторых бобовых Северного Кавказа. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 836—843. — *Прокофьева-Бельговская А. А.* Гетерохроматические районы хромосом: строение и функции. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 735—753. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 928 с. — *Чуксанова Н. А.* Гетерохроматин в эволюции хромосом растений. — Цитология, 1971, т. 13, № 6, с. 776—783. — *Cartier D.* IOPB chromosome number. Reports 53. — Taxon, 1976, vol. 25, N 4, p. 483—500. — *Cartier D.* Premières prospections caryologiques du genre *Astragalus* L. dans la flore du bassin méditerranéen oriental. — Rev. Cytol. Biol. Veget. Bot., 1979, t. 2, p. 169—181. — *Dvořák F., Dadakova B., Grüll F.* Studies of the Morphology of Chromosomes of Some selected Species. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1977, vol. 12, N 4, p. 343—375. — *Jones R. N.* B-chromosome systems in flowering plants and animal species. — Intern. Rev. Cytol., 1975, vol. 40, p. 1—100. — *Ledingham G. F., Rever B. M.* Chromosome numbers of some south west Asian species of *Astragalus* and *Oxytropis* (*Leguminosae*). — Canad. J. Genet. Cytol., 1963, vol. 5, N 1, p. 18—32. — *Majovsky J.* and coworkers. Index of chromosome numbers of Slovakian flora, part 1. — Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comenianae, Bot., 1970, N 16, p. 1—26. — *Müntzing A.* Accessory chromosomes. — An. Rev. Gen., 1974, vol. 8, p. 243—266. — *Podlech D.*, *Dieterle A.* Chromosomenstudien an afganischen Pflanzen. — Candollea, 1969, vol. 24, N 2, p. 185—243.

Московский государственный педагогический институт. Получено 12 V 1983.

УДК 582.579. (571.1/5) : 576.3

Бот. журн., т. 69, № 5

В. М. Дороньkин, А. А. Красников

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *IRIS* (*IRIDACEAE*)

V. M. DORONKIN, A. A. KRASNIKOV. CYTOTAXONOMIC STUDIES IN SOME SIBERIAN SPECIES OF THE GENUS *IRIS* (*IRIDACEAE*)

Приводятся хромосомные числа 10 видов из рода *Iris* с территории Сибири. Для *I. uniflora* и *I. tenuifolia* числа хромосом определены впервые.

Из рода *Iris* L., представленного в СССР приблизительно 60 видами, в Сибири произрастают, по нашей предварительной оценке, 16 видов. Кариологически они изучены слабо (Соколовская, 1966, 1982; Крогулевич, 1976; Murin e. a., 1980). Приведены также сведения по числам хромосом для видов, выращенных в ботаническом саду, но без документации гербарными образцами (Захарьева, Макушенко, 1969).

Для анализа мы использовали корешки растений, фиксированные в полевых условиях, а также корешки проростков, выращенных из семян в чашках Петри. Сбор материала проводили в 1980—1982 гг. в Читинской обл., Бурятской АССР, Красноярском крае, Тувинской АССР и Горно-Алтайской авт. обл.

В качестве фиксатора использован ацетоалкоголь (3 : 1). Предобработку проводили в течение 4 ч раствором 8-оксихинолина. После фиксации материал дважды промывали и хранили в 70%-ном спирте при температуре 4 °С. Для анализа приготовляли давленые препараты, окрашенные гематоксилином (Смирнов, 1968). Исследования производили под микроскопом «Carl Zeis Jena» при увеличении 1500. Числа хромосом определяли не менее чем на 10—15 пластинках. Всего просмотрено свыше 400 препаратов.

Ареал указывается в соответствии с классификацией М. А. Альбицкой (1946).

Мы исследовали 10 видов, принадлежащих к 3 подродам и 3 секциям (Родионенко, 1961). Образцы хранятся в Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, г. Новосибирск (NS). Видовая принадлежность растений определена В. М. Дороньkиным.

I. bloudowii Ledeb. — среднеазиатско-алтайский горно-степной эндемичный вид. Ранее указывалось 2n=22, 26 (ХЧЦР).[1] Мы определили 2n=26. № 18, Горно-Алтайская АО, Усть-Коксинский р-н, окр. с. Мульта, разнотравно-злаковая луговая степь по южному склону, 20 VI 1982.

I. dichotoma Pall. — юго-восточно-азиатский эндемик. Число хромосом совпадает с ранее известными данными, 2n=32 (ХЧЦР). На территории Сибири цитологически изучен впервые. № 22, Читинская обл., Забайкальский р-н, окр. г. Забайкальска, каменистая степь, 4 VII 1980; № 90, Читинская обл., Ононский р-н, окр. с. Нижний Цасучей, каменистый склон горы Малый Батур, 10 VII 1980; № 4, Читинская обл., Калганский р-н, окр. с. Нерчинский Завод, каменистая степь, 1 VIII 1982.

I. flavissima Pall. — южно-азиатский, широко распространенный степной вид. Наше определение числа хромосом подтверждает ранее известные данные, 2n=22 (ХЧЦР; Murin e. a., 1980), но является первым для растения из Сибири.

---

[1] Хромосомные числа цветковых растений, 1969.

№ 48, Тувинская АССР, Эрзинский р-н, в 35 км от с. Эрзин по дороге на с. Самагалтай, каменистая степь, 16 VI 1981.

I. lactea Pall. s. l. — широко распространенный южно-азиатский полиморфный степной вид, имеющий стабильное число хромосом, 2n=40 (ХЧЦР; Murin e. a., 1980). Это подтверждают наши данные для растений из Сибири, откуда вид ранее не изучался. № 8, Читинская обл., Агинский р-н, окр. пос. Агинское, каменистая степь, 1 VII 1980; № 18, Читинская обл., Борзинский р-н, окр. г. Борзя, берег р. Борзя, остепненный луг, 2 VII 1980; № 39, Читинская обл., Ононский р-н, берег оз. Зун-Торей, солончаковая степь, 5 VII 1980; № 101, Бурятская АССР, Джидинский р-н, окр. с. Дырестуй, берег р. Джида, чиево-ирисовая степь, 18 VII 1980; № 122, Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окр. пос. Бараты, берег оз. Гусиное, заросли ириса, 22 VII 1980; № 709, Красноярский край, Шарыповский р-н, окр. с. Темра, деградированный луг, 24 VI 1981; № 6, Хакасская АО, Орджоникидзовский р-н, окр. пос. Копьево, долина р. Чулым, засоленный деградированный луг, 30 V 1981; Хакасская АО, Ширинский р-н, окр. пос. Туим, ирисово-твердоосочковая степь, 30 V 1981; № 825, Тувинская АССР, Монгун-Тайгинский р-н, окр. с. Мугур-Аксы, заросли ириса по берегу ручья, 5 VIII 1981; № 48, Тувинская АССР, Тес-Хемский р-н, окр. с. О-Шина, чиевые заросли на засоленном лугу, 16 VI 1981; № 24, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. с. Актал, ирисово-разнотравный луг, 5 VII 1982.

I. laevigata Fisch. et Mey. — азиатский бореальный вид, имеющий стабильное число хромосом, 2n=32 (ХЧЦР). Для растений Сибири оно определено впервые. № 140, Бурятская АССР, Прибайкальский р-н, окр. с. Турка, на заболоченном лугу берега р. Безымянной, 27 VII 1980; № 2, Бурятская АССР, Прибайкальский р-н, окр. с. Гремячинск, на берегу оз. Дикого, в старице, 10 VII 1982.

I. potaninii Maxim. — центрально-азиатский эндемичный вид. Наши данные подтверждают ранее известное число хромосом, 2n=22 (Захарьева, Макушенко, 1969). Данный вид встречается в горно-степном поясе. Числа хромосом определены нами у растений с различных высот, от 1700 м над ур. м. до верхнего предела распространения вида (2500 м над ур. м.). Различия в числе хромосом не обнаружены. № 111, Бурятская АССР. Селенгинский р-н, в 10 км от с. Новоселенгинск по р. Селенга, каменистый склон, 20 VII 1980; № 136, Бурятская АССР, Селенгинский р-н, окр. пос. Бараты, каменистый склон, 23 VII 1980; № 10, Горно-Алтайская АО, Онгудайский р-н, окр. с. Шашикман, р. Шебелик, каменистая степь (1700 м над ур. м.), 1 VI 1982; № 16, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. с. Ташанта, житняково-разнотравная степь, 28 VI 1982; № 22, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, хр. Курайский, р. Туерык, прострелово-разнотравно-тонконоговая степь (2500 м над ур. м.), 30 VI 1982; № 36, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, долина р. Бар-Бургазы, в среднем течении, злаково-полынная степь, 9 VII 1982; № 42, Горно-Алтайская АО, р. Бар-Бургазы при входе в Чуйскую степь, мелкощебнистые осыпи, 23 VII 1982; № 26, Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, окр. с. Кош-Агач, долина р. Тархата, щебнистый склон (2250 м над ур. м.), 10 VII 1982.

I. ruthenica Ker-Gawl. — широко распространенный полиморфный евразийский бореальный вид. Наши исследования подтверждают ранее известные данные, 2n=84 (ХЧЦР; Крогулевич, 1976). № 134, Бурятская АССР, Селенгинский р-н, хр. Хамбинский, окр. пос. Бараты, смешанный лес, 23 VII 1980; № 138, Бурятская АССР, Прибайкальский р-н, окр. с. Гремячинск, смешанный лес, 26 VII 1980; № 164, Бурятская АССР, окр. с. Максимиха, смешанный лес, 4 VIII 1980; № 174, Бурятская АССР, Кабанский р-н, хр. Хамар-Дабан, 50 км на юг от г. Бабушкина, опушка кедрово-пихтового леса, 10 VIII 1980; № 51, Тувинская АССР, Тандинский р-н, окр. с. Балгазин, северный склон, лиственничный лес со злаково-ирисовым покровом, 18 VI 1981; № 1, Горно-Алтайская АО, Шебалинский р-н, окр. с. Черга, разнотравно-ежово-чемерицевый луг, 24 V 1982; № 12, Горно-Алтайская АО, Онгудайский р-н, окр. с. Шашикман, р. Шебелик, северный склон, лиственичный лес со злаково-ирисовым покровом, 1 VI 1982.

I. tenuifolia Pall. — евразийский степной вид. Число хромосом определено впервые, 2n=28. № 89, Читинская обл., Ононский р-н, окр. с. Нижний Цасучей, южный склон горы Малый Батур, злаково-ирисовая каменистая степь, 10 VII 1980.

I. tigridia Bunge — центрально-азиатский эндемичный вид. О. И. Захарьева и Л. М. Макушенко (1969) указывают 2n=38, отмечая, что такое число хромосом не свойственно подсекции *Regelia*, другие представители которой имеют x=11. Мы установили, что алтайские и бурятские популяции отличаются по основному числу и степени плоидности. На Алтае мы обнаружили популяции с 2n=24, 32 (с основным числом x=8), в Читинской обл. и Бурятской АССР — с 2n=20, 40 (основное число x=10). № 3, Читинская обл., Калганский р-н, окр. с. Калга, юго-западный склон, каменистая степь, 14 VIII 1982; № 102, Бурятская АССР, Джидинский р-н, хр. Боргойский, окр. с. Дырестуй, южный склон, каменистая степь с зарослями ильма, 18 VII 1980; № 37, Горно-Алтайская АО, хр. Чихачёва, долина левого притока р. Бугузун, мелкощебнистая степь, 13 VIII 1981; № 3, Горно-Алтайская АО, Шебалинский р-н, долина р. Актёл, окр. с. Актёл, южный склон, каменистая степь, 26 V 1982.

I. uniflora Pall. ex Link — южно-азиатский степной эндемик. Цитологически изучен впервые, 2n=42. № 12, Читинская обл., Агинский р-н, окр. пос. Агинское, каменистая степь, 1 VII 1980; № 1, Читинская обл., Калганский р-н, окр. с. Нерчинский Завод, черно-березовый лес, 14 VIII 1982.

Авторы выражают благодарность Р. Е. Крогулевичу за ценные советы и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Альбицкая М. А. Проект классификации географических элементов флоры степей юго-восточного Алтая. — Изв. Зап.-Сиб. фил. АН СССР, 1946, сер. биол., № 1, с. 27—32. — *Захарьева О. И., Макушенко Л. М.* Хромосомные числа однодольных растений из семейств *Liliaceae*, *Iridaceae*, *Amaryllidaceae*, *Araceae*. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 8, с. 1213—1227. — *Крогулевич Р. Е.* Числа хромосом некоторых видов Тункинских альп (Восточный Саян). — Изв. СО АН СССР, 1976, сер. биол., т. 15, № 3. с. 46—52. — *Родионенко Г. И.* Род Ирис — *Iris* L. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 216 с. — *Соколовская А. П.* Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края. — Вестн. ЛГУ, 1966, № 3, сер. биол., вып. 1, с. 92—106. — *Соколовская А. П.* Полиплоидия среди цветковых растений разных ландшафтов СССР: Тр. Лен. общ. естествоисп., 1982, т. 75, вып. 3. Л.: ЛГУ. 126 с. — *Смирнов Ю. А.* Ускоренный метод исследования соматических хромосом плодовых. — Цитология, 1968, т. 10, № 12, с. 1601—1602. — *Хромосомные* числа цветковых растений / Под ред. Ан. А. Федорова. Л.: Наука, 1966. 928 с. — *Murin A., Haberova I., Žamsran C.* Karyological studies of some species of the Mongolian Flora. — Folia Geobot. Phytotax. (Praha), 1980, vol. 15, N 4, p. 395—405.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 12 V 1983.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.662 (532)

В. П. Бочанцев

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*) ДЛЯ САУДОВСКОЙ АРАВИИ

V. P. BOTSCHANTZEV. TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *SALSOLA* (*CHENOPODIACEAE*) FOR SAUDI ARABIA

Salsola aethiopica Botsch. 1975, Бот. журн. 60, 4 : 498; он же, 1975, Новости сист. высш. раст. 12: 169 — Frutex divaricato-ramosus, ad 90 cm altus. Ramuli steriles hornotini pilis patentibus rectis minutissime scabridis sat longis, dein pro more deciduis sparse obsiti, foliis caulinis inferioribus squamiformibus, 1—1.8 mm longis, 1—1.2 mm latis, ovatis, apice lateribusque paleaceo-marginatis, basi gibbosis, superioribus 2.2—4 mm longis, 0.5 mm latis, linearibus, semiteretibus, obtusis, supra basin lateribus paleaceis, basi gibbosis, omnibus viridibus, pilis appressis rectis minutissime scabridis sat longis, dein deciduis sparse obsitis, in axilla fasciculo foliorum sat brevium (1—2.5 mm longorum) viridium linearium semiteretium obtusorum, similiter pilosorum praeditis. Flores plerumque in inflorescentiis spiciformibus brevibus compactis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia viridia, squamiformia, 1.2—2 mm longa, 1.5—1.6 mm lata, bracteolis perianthioque breviora, ovata, lateribus apiceque paleaceo-marginata, basi gibbosa, pilis appressis rectis minutissime scabridis sat longis, dein deciduis sparse tecta. Bracteolae virides, squamiformes, 1.5—2 mm longae, 1—1.2 mm latae, perianthio breviores, ovatae, lateribus apiceque paleaceo-marginatae, basi gibbosae, pilis appressis rectis minutissime scabridis sat longis, dein deciduis sparse obtectae. Perianthii phylla 5, 1.5—2.1 mm longa, 4—5 mm lata (alis inclusis), fructificatione ad medium alas horizontales paleaceas praebentia, supra alas conoideo-conniventia, apice glabra, sub apice pilis appressis rectis levibus brevibus sparse tecta, sub alis pilis appressis rectis levibus brevibus dense obtecta. Stamina 5, filamentis linearibus planis, disco hypogyno nullo. Antherae ca. 1 mm longae (appendice obtusa 0.05 mm longa), 0.5 mm latae, ad $^{2}/_{3}$ partitae. Stigmata subulata, villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia. (Descriptio locupletata).

Typus: Eritrean Coast. 5 miles S of Wachiro. Sandy plain. Alt. 200 ft., 16 III 1962, fol., n° 143, M. W. J. Paskin (EA).

Specimina examinata. Eritrea: Beilul Village, alt. 100 ft., edge of wide wadi, 17 V 1957, fl. et fr., n° 1246, C. F. Hemming; Aprox 6 miles NNW of Mersa Qoudh, sandy plain, alt. ca. 20 ft., 14 III 1961, fol., n° 16, M. W. J. Paskin. Yemen: Little Shihr, east of Mukalla on coast, 1 III 1949, fl. et fr., n° 175, K. M. Guichard; Hadramaut, Shari Burrock Valley, Mokalla, alt. 200—300 ft., 21 XII 1893, fl. et fr., n° 54, W. Lunt. Saudi Arabia: Western Region, 1983, fl. et fr., n° 7288, M. Al-Yahya, S. Al-Abidin; Hidjas, wadi Hamd at Buwatah, salty soil, 25° N, 39°30′ E, 1 XI 1945, fl. et fr., n° 1504, D. Vesey-Fitzgerald.

Affinitas. A *S. gaetula* (Maire) Botsch. foliis caulinis superioribus ramulorum sterilium hornotinorum linearibus semiteretibus viridibus sparse pilosis, in axilla fasciculo foliorum conformium sed breviorum praeditis, perianthii phyllis supra alas sub apice tantum sparse pilosis apice glabris necnon stigmatibus stylo aequilongis differt.

Distributio. Aethiopia (Erythraea), Respublica Democratica Popularis Yemen, Saudi Arabia.

Растопыренно ветвистый кустарник до 90 см выс. Вегетативные веточки текущего года рассеянно опушенные довольно длинными, мельчайше шероховатыми, прямыми, оттопыренными, впоследствии обычно опадающими волосками. Нижние стеблевые листья вегетативных веточек текущего года чешуевидные, 1—1.8 мм дл. и 1—1.2 мм шир., яйцевидные, с боков и сверху пленчато окаймленные, с горбиком в основании; верхние — 2.2—4 мм дл. и 0.5 мм шир., линейные, полувальковатые, тупые, над основанием с боков пленчатые, с горбиком в основании; те и другие зеленые, рассеянно опушенные довольно длинными, мельчайше шероховатыми, прямыми, прижатыми, впоследствии опадающими волосками, а в пазухе несущие пучок довольно коротких (1—2.5 мм дл.), зеленых, линейных, полувальковатых, тупых, опушенных такими же волосками листьев. Цветки обычно в плотных коротких колосовидных соцветиях, собранных в метелки. Прицветные листья зеленые, чешуевидные, 1.2—2 мм дл. и 1.5—1.6 мм шир., короче прицветничков и околоцветника, яйцевидные, с боков и сверху пленчато окаймленные, с горбиком в основании, рассеянно опушенные довольно длинными, мельчайше шероховатыми, прямыми, прижатыми, впоследствии опадающими волосками. Прицветнички зеленые, чешуевидные, 1.5—2 мм дл. и 1—1.2 мм шир., короче околоцветника, яйцевидные, с боков и сверху пленчато окаймленные, с горбиком в основании, рассеянно опушенные довольно длинными, мельчайше шероховатыми, прямыми, прижатыми, впоследствии опадающими волосками. Листочков околоцветника 5, 1.5—2.1 мм дл. и 4—5 мм шир. (с крыльями), при плодах у середины развивающих горизонтальные пленчатые крылья, над крыльями собранных конусом, у верхушек голых, ниже рассеянно опушенных короткими, гладкими, прямыми, прижатыми волосками, под крыльями густо опушенных короткими, гладкими, прямыми, прижатыми волосками. Тычинок 5; тычиночные нити линейные, плоские, без подпестичного диска; пыльники около 1 мм дл. (тупой придаток 0.05 мм дл.) и 0.5 мм шир., разделены на $^2/_3$. Рыльца шиловидные, покрытые ворсинками, равны столбику. Семена горизонтальные. (Дополненное описание).

Тип: Eritrean Coast. 5 miles S of Wachiro. Sandy plain. Alt. 200 ft., 16 III 1962, fol., n° 143, M. W. J. Paskin (EA).

Родство. От *S. gaetula* (Maire) Botsch. отличается верхними стеблевыми листьями вегетативных веточек текущего года линейными, полувальковатыми, зелеными, рассеянно опушенными, несущими в пазухе пучок таких же, но более коротких листьев; листочками околоцветника над крыльями только внизу рассеянно опушенными, а у верхушек листочков голыми и рыльцами равными столбику.

Распространение. Эфиопия (Эритрея), Народная Демократическая Республика Йемен, Саудовская Аравия.

Примечание. Когда я описывал *S. aethiopica* m. (1975, l. c.), в моем распоряжении были только растения из Эритреи, без цветков и плодов. Теперь же я имею образцы этого вида и из других регионов, в том числе с генеративными органами, что позволило дополнить диагноз вида и уточнить его распространение.

Salsola chaudharyi Botsch. sp. nov. — Frutex divaricato-ramosus, ca. 35 cm altus, ramis juvenilibus pilis flexuosis dentatis patentibus longis dense tectis. Folia caulina 1.5—3.5 mm longa, 0.5 mm lata, linearia, semiteretia, obtusa, basi gibbosa, in axilla fasciculo foliorum breviorum (1—2 mm longorum) praedita, pilis appressis rectis dentatis sat longis dense obtecta. Flores in inflorescentiis spiciformibus dissitis in paniculas congestis dispositi. Folia floralia squamiformia, 1.6—3 mm longa, 2—2.8 mm lata, bracteolis aequilonga vel eis breviora, perianthio breviora, ovata, apice tuberculo carnoso obtuso supra partem folii vaginantem subelevato praedita, lateribus paleacea, basi gibbosa, pilis appressis rectis dentatis sat longis dense tecta. Bracteolae squamiformes, 1.8—2.5 mm longae, 1.3—2 mm latae, perianthio breviores, ovales, tuberculo carnoso obtuso supra partem vaginantem nec elevato praeditae, lateribus paleaceae, basi gibbosae, pilis appressis rectis dentatis sat longis dense tectae. Perianthii phylla 5, 2.5—3.3 mm longa, 7—9 mm lata (alis inclusis), fructificatione infra medium alas paleaceas oblique adscendentes praebentia, supra alas conoideo-conniventia, pilis patentibus flexuosis dentatis longis dense vestita, sub alis glabra. Stamina 5, filamentis linearibus, planis, disco hypogyno nullo. Stigmata lanceolata, villosa, stylo aequilonga. Semina horizontalia.

Typus: Saudi Arabia. Tamaryaat near Sakaka, 23 XI 1980, n° 602, fr., Sh. A. Chaudhary (LE), isotypus (National Herbarium of Saudi Arabia, Riyadh).

Affinitas. A. *S. libyca* Botsch. ramis juvenilibus longe et dense pilosis, perianthii phyllis supra alas pilis patentibus flexuosis tectis, infra medium alas oblique adscendentes praebentibus differt.

Distributio. Saudi Arabia.

Растопыренно ветвистый кустарник около 35 см выс. Молодые ветви густо опушенные длинными зубчатыми извитыми оттопыренными волосками. Стеблевые листья 1.5—3.5 мм дл. и 0.5 мм шир., линейные, полувальковатые, тупые, с горбиком в основании, в пазухе с пучком более коротких листьев (1—2 мм дл.), густо опушенные довольно длинными зубчатыми прямыми прижатыми волосками. Цветки в расставленных колосовидных соцветиях, собранных в метелки. Прицветные листья чешуевидные, 1.6—3 мм дл. и 2—2.8 мм шир., равны или короче прицветничков и короче околоцветника, яйцевидные, с тупым мясистым бугорком на верхушке, несколько возвышающимся над влагалищной частью листа, с боков пленчатые, с горбиком в основании, густо опушенные довольно длинными зубчатыми прямыми прижатыми волосками. Прицветнички чешуевидные, 1.8—2.5 мм дл. и 1.3—2 мм шир., короче околоцветника, овальные, с тупым мясистым бугорком на верхушке, не возвышающимся над влагалищной частью прицветничка, с боков пленчатые, с горбиком в основании, густо опушенные довольно длинными зубчатыми прямыми прижатыми волосками. Листочков околоцветника 5, 2.5—3.3 мм дл. и 7—9 мм шир. (с крыльями), при плодах, ниже середины развивающих косо вверх направленные пленчатые крылья, над крыльями собранных конусом и густо опушенных длинными зубчатыми извитыми оттопыренными волосками, под крыльями голых. Тычинок 5; тычиночные нити линейные, плоские, без подпестичного диска. Рыльца ланцетные, покрытые ворсинками, равны столбику. Семена горизонтальные.

Тип: Saudi Arabia. Tamaryaat near Sakaka, 23 XI 1980, n° 602, fr., Sh. A. Chaudhary (LE), изотип (National Herbarium of Saudi Arabia, Riyadh).

Родство. От *S. libyca* Botsch. отличается молодыми ветвями, густо опушенными длинными волосками, листочками околоцветника, над крыльями опушенными извитыми оттопыренными волосками и косо вверх направленными крыльями, развивающимися ниже середины листочков околоцветника.

Распространение. Саудовская Аравия.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IX 1983.

УДК 582.542.1 (571.62)

Бот. журн., т. 69, № 5

Н. С. Пробатова, Б. А. Юрцев

НОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕМЕЙСТВА *POACEAE* С СЕВЕРО-ВОСТОКА СССР

[N. S. PROBATOVA, B. A. YURTZEV. NEW TAXA OF THE FAMILY *POACEAE* FROM THE NORTH-EAST OF THE USSR

Публикуются латинские диагнозы 5 новых таксонов злаков из Магаданской обл. Описаны новый гибридный род ×*Dupontopoa* с типом ×*D. dezhnevii* (*Dupontia psilosantha* × *Arctopoa eminens*), новые вид *Poa arctostepporum* (секция *Stenopoa*) и гибриды *Poa* × *magadanensis* (*P. malacantha* × *glauca*) и ×*Trisetokoeleria jurtzevii* (*Trisetum spicatum* × *Koeleria asiatica*). В пределах советского Дальнего Востока впервые обнаружен и другой вид гибридного рода — ×*Trisetokoeleria taimyrica* (*Trisetum agrostideum* × *Koeleria asiatica*). У *Poa arctostepporum* определены числа хромосом — 2n = 28 и 42.

Описываемые ниже новые таксоны злаков были выявлены одним из авторов — Н. С. Пробатовой — при обработке сем. *Poaceae* для многотомной коллективной сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока»,[1] подготавливаемой лабораторией высших растений Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра (БПИ ДВНЦ) АН СССР (г. Владивосток).

×Dupontopoa Probat. gen. hybr. nov. — Genus inter generum *Dupontia* R. Br. et *Arctopoa* (Griseb.) Probat. intermedium est.

Typus: ×*D. dezhnevii* Probat.

×Dupontopoa dezhnevii Probat. sp. hybr. nov. — A *Dupontia psilosantha* Rupr. calli pilis brevioribus leviter flexuosis, lemmatis extus minute scabris, laminis latioribus, spiculis 3—4-floris (sed flores 1—2 superiores steriles) et paleis secus carinas scabris differt; ab *Arctopoa eminenti* (C. Presl) Probat. glumis et lemmatis tenuioribus, in parte superiore membranaceis, laminis foliorum longe et sensim acutatis marginibus saepe convolutis differt.

Typus: Terra Tschuktschorum, locus Dezhnevo 15 km a pag. Naukan, in lacunae litore, 2 VIII 1958, n° 50, T. Derviz-Sokolova (LE).

Описан с восточного побережья Чукотского п-ова (урочище Дежнево близ бывшего пос. Наукан). По-видимому, редкий гибрид: пока известен лишь из классического местонахождения. От *Dupontia psilosantha* отличается короткими смятыми волосками каллуса, мелкошероховатой поверхностью нижних цветковых чешуй, широкими пластинками листьев; колоски с 3—4 цветками (но 1—2 верхних недоразвиты); кили цветковых чешуй шероховатые. От *Arctopoa eminens* гибрид отличается длиннооттянутыми колосковыми чешуями с намечающимися остевидными окончаниями, более тонкими и в верхней части перепончатыми колосковыми и нижними цветковыми чешуями; соцветия узкие, с прижатыми веточками; пластинки листьев длиннозаостренные, со слегка завернутыми краями. Габитуально гибрид уклоняется к *A. eminens*, имеющему в этом районе северную границу ареала. Возобновление гибрида осуществляется скорее всего вегетативным путем, с помощью корневищ.

Poa arctostepporum Jurtz. et Probat. sp. nov. (sect. Stenopoa Dumort.). — Planta (11) 15—30 cm alta, dense caespitosa; culmi numerosi, in internodio supremo scabri, tenues, obscure glauci; nodi in culmi tertia inferiore approximati. Laminae 1—1.5 mm lt. et (1) 2—5 cm lg., convolutae vel complicatae, duriusculae; ligulae foliorum superiorum (1.5) 2.5—2.8 mm lg., acutatae. Paniculae 2—4 cm lg. et 0.5—1.5 cm lt., subspicatae; ramuli subpatuli, paucispiculati, panicula triplo quadruplo breviores. Spiculae (3.5) 4—5 (5.5) mm lg., 2—4-florae, saepius lilacinae; glumae 2.6—3.3 mm lg., late lanceolatae, acutae, secus carinam scabrae, subaequilongae; rachillae articuli glabri vel leviter pilosi. Lemmata 3.3—3.5 (3.7) mm lg., apice hyalina, aureo tincta, in parte inferiore secus totos nervos, rarius etiam inter nervos appresse pilosa, callo dorso leviter flexuoso-piloso. Paleae secus carinam scabrae, inter carinas brevissime pilosae. Antherae 1.3—1.5 mm lg.

Typus: Districtus autonomicus Czukotcensis, litus australi-occidentale sinus Czaunensis, in cursu superiore fl. Pineiveem, in parte media declivii australi-occidentalis, in steppo caricoso-diversiherboso-helictotrichoso, 20 VIII 1982, E. Yu. Slinczenkova (LE).

Paratypi: Чукотский автономный округ, Чаунский р-н, восточное побережье Чаунской губы, о. Большой Раутан, средняя часть юго-восточного склона к морю, овсяницево (*Festuca kolymensis*)-разнотравная лугостепь, 16 VII 1981, Е. Ю. Слинченкова; западная часть Чукотского нагорья, среднее течение р. Паляваам на 6 км выше устья р. Левтутутвеем, средняя часть юго-западного склона высокой террасы, овсяницево (*Festuca auriculata*)-разнотравная лугостепь, 17 VII 1980, Е. Ю. Норкина (Слинченкова) (LE, VLA).

Affinitas. Haec species speciebus *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Kom. et *P. glauca* Vahl affinis, probabiliter hybridogena; a specie prima spiculis et lemmatis vulgo majoribus, inter carinam et nervos submarginales (plerumque secus nervos intermedios) appresse pilosis, a secunda — paniculis densioribus subspicatis et culmis tenuioribus, in internodio supremo scabris differt.

---

[1] Описания новых таксонов на русском языке публикуются в т. I упомянутой сводки.

Близок к *P. botryoides*, от которого отличается более крупными колосками, а также нижними цветковыми чешуями, волосистыми в нижней части вдоль 5 жилок, реже по всей поверхности, и верхними цветковыми чешуями коротко-волосистыми между килями. От *P. glauca* этот вид отличается густой почти колосовидной метелкой и тонкими стеблями, более или менее шероховатыми на всем протяжении верхнего междоузлия. У растений с о. Большой Раутан опушение вдоль промежуточных жилок нижних цветковых чешуй слабое, исчезающее, однако верхние цветковые чешуи между килями волосистые. Тип *P. filiculmis* Roshev. (описан с песков долины Анадыря при устье р. Майн), изученный нами (LE), отличается от *P. arctostepporum* рыхлыми метелками с крупными (до 7 мм дл.) колосками; сплошь опушенными нижними цветковыми чешуями с сильно выдающимися промежуточными жилками, членики оси колоска густоволосистые, верхние цветковые чешуи в нижней части килей с ресничками; мы считаем, что он представляет собой спонтанный гибрид *P. glauca* с *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. (возможно, также при участии *P. arctica* R. Br.).

P. arctostepporum скорее всего сформировался в результате гибридного «поглощения» *P. glauca* изолированных северных популяций *P. botryoides* на границе ареала. Более крупные растения обычно уклоняются к *P. glauca*. Аналогичная ситуация, по-видимому, наблюдается на степных склонах Чукотки и во взаимоотношениях другой пары видов: степного *Festuca lenensis* Drob. и криоксерофильного арктоальпийского *F. auriculata* Drob. (Алексеев, 1982). Пыльники у *Poa arctostepporum* развиты нормально и зерновки образуются.

По всей вероятности, *P. arctostepporum* широко распространен на остепненных южных сухих склонах в континентальном секторе Чукотской тундры, в сообществах с доминированием *Helictotrichon krylovii*, *Festuca lenensis*, *Carex duriuscula*, *C. obtusata* и других степных и лугостепных растений; иногда *Poa arctostepporum* входит в число основных доминантов степных сообществ. Встречается также на остепненных луговинах вблизи нор сусликов, в остепненных зарослях кустарников (*Rosa acicularis*. *Betula extremiorientalis*, *Salix glauca*), травянисто-дриадовой тундростепи. У верхних перегибов южных склонов высоких цокольных террас вид может быть встречен и в остепненных щебнистых горных тундрах (однако для последних более характерен *Poa glauca*).

В 1983 г. *P. arctostepporum* был собран также Е. Ю. Слинченковой и Б. А. Юрцевым на о. Айон близ западного побережья Чаунской губы, где он обитает на сухих южных склонах и на песчаных обрывах, выходящих к морскому побережью в окрестностях пос. Айон.

Распространение *P. arctostepporum* пока недостаточно выяснено. Очень вероятно, что он встречается также в горно-степных сообществах северотаежных районов Северо-Восточной Якутии и Восточной Аляски.

У описываемого вида ожидалось гексаплоидное число хромосом $2n=42$, наиболее характерное, по нашим данным, для *P. botryoides* в северной части ареала на советском Дальнем Востоке; оно нередко наблюдается и у *P. glauca* (для которого это число хромосом является наименьшим).

Ниже приводим результаты исследования четырех образцов *P. arctostepporum* из разных популяций, проведенного по нашей просьбе А. П. Соколовской (Ленинградский государственный университет).

$2n=28$. Чукотский автономный округ, Чаунский р-н, юго-западное побережье Чаунской губы, верховье р. Пинейвеем, верхняя часть юго-западного склона долины, осочково (*Carex obtusata*)-разнотравно-злаковое петрофитно-степное сообщество, 29 VII 1982, № 6233 (64), Е. Слинченкова; там же, нижняя часть крутого южного склона долины, разнотравно-осочково (*Carex obtusata*)-овсецовое с лишайниками петрофитно-степное сообщество, 1 VIII 1982, № 6234 (56), она же.

$2n=42$. Чукотский автономный округ, Чаунский р-н, юго-западное побережье Чаунской губы, верховье р. Пинейвеем, средняя часть юго-западного склона долины, злаково-разнотравное петрофитно-степное сообщество, 13 VIII 1982, № 6232 (78), Е. Слинченкова; западная часть Чукотского нагорья, среднее течение р. Паляваам, правобережье в 6 км выше устья р. Левтутутвеем, нижняя часть южного склона сопки, разнотравно-осочковое (*Carex rupestris*) со злаками и плаунками мохово-лишайниковое сообщество, 3 VIII 1980, № 6230 (44), Е. Норкина (Слинченкова).[2]

Таким образом, установлено, что у *P. arctostepporum* существуют в пределах вида тетра- и гексаплоидная кариологические расы. Наличие двух таких рас в пределах одного вида, по нашим данным, характерно для многих ксероморфных представителей секции *Stenopoa*: *Poa botryoides*, *P. stepposa*, *P. urssulensis* Trin. и др. (Пробатова, Соколовская, 1983, 1984).

Poa×magadanensis Probat. sp. hybr. nov. — Inter species *P. malacantha* Kom. et *P. glauca* Vahl intermedia est, sed a prima paniculis densis angustis et ramulis abbreviatis scabris, a secunda forma et pubescentia lemmatum, caespitibus laxioribus et innovationibus prope basin vaginis foliorum emortuorum sat numerosis cingentibus differt.

Typus: Prov. Magadan, regio ripae dextrae fl. Kolyma adjacens, distr. Tenjkinsk, in cursu superiore fl. Bukesczen, circa 1000 m s. m., in declivitate grosse schistosa, 20 VII 1972, N. Probatova, V. Seledetz (VLA).

Отличается от *P. malacantha* узкими сжатыми метелками с укороченными шероховатыми веточками, а от *P. glauca* — формой и опушением нижних цветковых чешуй, рыхлыми дерновинами и наличием чехлов из влагалищ старых листьев при основании побегов. Гибрид описан из Магаданской обл. (правобережье р. Колымы, р. Букэсчен), где нам известно несколько его местонахождений.

×Trisetokoeleria jurtzevii Probat. sp. hybr. nov. (Trisetum spicatum (L.) K. Richt.×Koeleria asiatica Domin). — Hic hybrida habitu *Koeleriae asiaticae* similis, sed lemmatis aristatis differt. A *Triseto spicato* aristis rectis vel subrectis, (1) 2—3 (4) mm lg., infra apicem lemmatis abeuntibus differt. Glumae glabrae, subhyalinae; lemmata appresse pilosa. Antherae 0.9—1.2 mm lg.

Typus: Pars orientalis Terrae Czukczorum, litus boreale sinus Laurentii prope pag. Pinakulj, tundra graminoso-dryadosa calciphytica, 14 VII 1969, B. Jurtzev (VLA, isotypus — LE).

Гибрид габитуально уклоняется к *Koeleria asiatica*, но имеет остистые нижние цветковые чешуи, совершенно не свойственные роду *Koeleria* Pers.; однако в отличие от рода *Trisetum* Pers. ости эти прямые или очень слабо изогнутые, (1) 2—3 (4) мм дл., выходят немного ниже верхушки чешуй (у некоторых цветков ости отсутствуют). Отличается от *K. asiatica* также полупрозрачными голыми колосковыми чешуями, а от *T. spicatum* — наличием прижатого опушения на нижних цветковых чешуях и более крупными (0.9—1.2 мм дл.) пыльниками. От уже известных видов этого гибридного рода — ×*T. gorodkovii* (Roshev.) Tzvel. и ×*T. taimyrica* Tzvel. (Цвелев, 1976) — описываемый гибрид отличается узкими колосовидными густыми метелками с коротковолосистыми веточками (все три гибрида связаны в своем происхождении с видами из различных секций рода *Trisetum*). Описан с Чукотки (побережье зал. Лаврентия близ пос. Пинакуль, кальцефитная травянисто-дриадовая тундра на склонах высокой морской террасы). Гибрид, по-видимому, стерильный, но размножается с помощью не свойственных родительским видам своеобразных длинных и тонких «корневищ», соединяющих дерновинки.

В 1983 г. описываемый гибрид был дважды собран Б. А. Юрцевым и Е. Ю. Слинченковой на о. Айон, где он обитает на южных склонах оврагов и песчаных террасах в лапчатково (*Potentilla arenosa*)-злаковых степных сообществах и на луговинах с кустарничками близ пос. Айон.

Сообщаем также о первой находке в пределах советского Дальнего Востока другого вида этого гибридного рода — ×*Trisetokoeleria taimyrica* (*Koeleria asiatica* s. str.×*Trisetum agrostideum* (Laest.) Fries) с узкими и относительно немногоколосковыми метелками, имеющими шероховатые веточки, и также короткоостистыми нижними цветковыми чешуями. Этот гибрид, описанный с Таймыра, найден на о. Айон (юго-западное побережье острова, окрестности оз. Глубокого, восточный склон берегового обрыва, разнотравно-злаковый ивняк (*Salix glauca*), 17 VIII 1983, Е. Слинченкова — LE, VLA). Гибрид, по-видимому, частично фертильный.

---

[2] Числа хромосом определены на постоянных парафиновых препаратах из кончиков корешков растений, выращенных нами из семян в БПИ ДВНЦ АН СССР; фиксация в смеси Навашина, окраска — железным гематоксилином Гейденгайна. Гербарные образцы исследованных растений сохраняются во Владивостоке (VLA) и Ленинграде (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. Род овсяница (*Festuca* L., *Poaceae*) на Дальнем Востоке СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1982, т. 19, с. 6—45. — *Пробатова Н. С.*, *Соколовская А. П.* Семейства *Adoxaceae*, *Chloranthaceae*, *Cupressaceae*, *Poaceae*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1682—1684. — *Пробатова Н. С.*, *Соколовская А. П.* Числа хромосом представителей семейств *Butomaceae*, *Papaveraceae*, *Poaceae* с Дальнего Востока СССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 3, с. 409—411. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова,
Ленинград.

Получено 1 IX 1983.

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (575.4)

Бот. журн., т. 69, № 5

Д. К. Курбанов

НОВЫЙ ВИД РОДА *TANACETOPSIS* (*ASTERACEAE*) ИЗ ТУРКМЕНИИ

D. K. KURBANOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TANACETOPSIS* (*ASTERACEAE*) FROM TURKMENIA

Tanacetopsis kjurendaghi Kurbanov sp. nov. — Planta biennis vel monocarpica, glaucescenti-viridis, tota pilis simplicibus flexuosis albis longis, dein detersibilibus dense tecta. Radix lignosa, verticalis, incrassata, collo residuis petiolorum foliorum radicalium numerosis dense vestito. Caulis solitarius, rectus, foliis radicalibus rosulantibus praeditus et infra medium foliosus, superne laxe corymboso-paniculatim ramosus, tenuiter costatus, 40—60 cm altus. Folia radicalia petiolata, petiolo inferne incrassato dilatatoque, in axilla longe et laxe piloso, bipinnatisecta vel subbipinnatisecta, rhachide sat lata, laciniis primariis paucis inter se longe remotis, lacinulis ultimis linearibus, apice albo-acuminatis, caulina inferiora radicalibus conformia, sed brevius petiolata, petiolo in axilla pilis destituto, sursum deminuentia et minus dissecta. Calathidia pedunculos longos terminantia, solitaria, 8—11 mm in diam. Involucri phylla pilis flexuosis albis longis diu persistentibus dense obtecta, exteriora lineari-lanceolata, sensim longe acuminata et apice tantum paleaceo-marginata, interiora latiora, breviter acuminata, per totam longitudinem anguste paleaceo-marginata. Receptaculum pilis longis tenuibus facile deciduis tectum. Flores hermaphroditi, flavi, glandulis pilisque albis longis solitariis vestiti. Achenia tenuiter costata, 2 mm longa, epapposa.

Typus: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Trgoj, 3 km ad boreali-orientem a monte Trgoj, in declivibus argillosis palaeogenis, 9 V 1982, fl., D. Kurbanov (LE).

Paratypus: Turcomania, jugum Kjurendag, locus Trgoj, 3 km ad boreali-orientem a monte Trgoj, in declivibus argillosis palaeogenis, 23 VIII 1981, fr., D. Kurbanov (LE).

Affinitas. Species nostra *T. paropamisicae* (Krasch.) Kovalevsk. et *T. platyrachidi* (Boiss.) Kovalevsk. petiolis foliorum radicalium basi dilatatis incrassatisque, acheniis epapposis affinis est, sed a priore foliis radicalibus bipinnatisectis vel subbipinnatisectis, laciniis primariis paucis inter se longe remotis, in axillis petiolorum laxe pilosis, a posteriore vero calathidiis minoribus, involucri phyllis angustioribus apice acuminatis, receptaculo pilis facile deciduis obtecto necnon foliis radicalibus in axillis petiolorum sparsius pilosis differt.

Distributio. Turcomania, jugum Kjurendag.

Глубоко признателен С. С. Ковалевской за большую помощь, оказанную мне при установлении этого вида.

Институт ботаники АН ТССР,
Ашхабад.

Получено 28 IX 1983.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 56.07 : 561.35 : 581.436

А. Д. Михеев

ДОПОЛНЕНИЕ К ФЛОРЕ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

A. D. MIKHEEV. SUPPLEMENT TO THE FLORA OF THE ULYANOVSK DISTRICT

Приводится список более 70 новых, редких и малоизвестных для Ульяновской обл. видов растений из южных ее районов.

При обработке флористических материалов, собранных во время экспедиции 1961—1962 гг. в Среднем Поволжье, выявлено, помимо опубликованных нами ранее (Михеев, 1968), немало новых, редких и малоизвестных для Ульяновской обл. видов растений. Ниже приводимые находки, кроме особо оговоренных, относятся к территории Новоспасского и Радищевского р-нов. Звездочкой обозначены виды, внесенные в книгу «Редкие и исчезающие виды флоры СССР» (1981); двумя — регионально охраняемые растения; тремя — те, которые, по мнению автора, необходимо внести в региональный список подобных видов.

Виды, новые для области

Achillea micrantha Willd.[1] — На террасных полузаросших песках правобережья р. Сызрань. Местами плотные колонии.

Anthemis tinctoria L. — В дубняке на супесчаной почве по берегу оврага Большой Суходол севернее с. Новоспасское. Редко.

Asclepias syriaca L. — На залежах и заброшенных огородах в Самайкинском плодопитомническом совхозе, Новоспасский р-н. Иногда значительные колонии. Вероятно, разводился и одичал.

Asparagus polyphyllus Stev. — Денудированные, нередко солонцеватые глинистые склоны балок, склоны меловых и песчано-каменистых бугров. Изредка.

Campanula farinosa Andrz. — Опушки леса, кустарники, участки луговой степи. Вполне обычно.

Campanula wolgensis P. Smirn. — На остепненных лугах, луговых степях, иногда на щебнистых меловых почвах. Изредка.

Carex colchica J. Gay. — По террасным полузаросшим пескам на правобережье р. Сызрань. Вполне обычно.

Centaurea adpressa Ledeb. — Меловые каменистые и щебнистые почвы, на открытых склонах и в нагорных сосняках. Нередко.

Cirsium serrulatum (Bieb.) Fisch. — В балках на глинистых, часто солонцеватых почвах, интенсивно выпасаемых местах, у дорог южнее р. Сызрань. Изредка.

C. pannonicum (L. fil.) Link. — В пойме речки Томышевки на полянках в зарослях кустарников. Редко. Новоспасский р-н. Хорошо отличается в природе от несколько похожего и шире распространенного *C. canum* (L.) All. более низким ростом, почти цельнокрайными листьями, относительно более короткими «цветоносами».

Equisetum ramosissimum Desf. — На песчаных склонах, по опушкам леса на щебнистых меловых почвах. Редко.

---

[1] Номенклатура — по С. К. Черепанову (1981).

Inula aspera Poir. — На грубоскелетных почвах по склонам меловых бугров. Между деревнями Соловчиха и Дмитриевка (Радищевский р-н), вероятно, есть и в других местах.

*** *Iris pumila* L. — Солонцеватые денудированные глинистые склоны. Балка Адоевская близ с. Юрьевка в Новоспасском р-не. Местами небольшие колонии. Исчезает в результате «скотобоя» и эрозии местообитаний, сбора населением как декоративного.

Jurinea arachnoidea Bunge. — По глинистым степям, меловым и песчано-каменистым склонам. Нередко. На меловых склонах редчайше отмечен также *J. ledebourii Bunge.*

Leymus racemosus (Lam.) Tzvel. — Террасные зарастающие и разбитые пески по правому берегу р. Сызрань. Нередки плотные колонии.

** *Scirpoides holoschoenus* (L.) Soják. — В долине р. Сызрань по сыроватым пескам близ деревень Новое Томышево и Рощица. Очень редко.

Scirpus radicans Schkuhr. — В прирусловой части поймы речки Томышевки близ с. Старое Томышево. Изредка. Во «Флоре»[2] (1976) пропущен для всего Волжско-Донского флористического района.

Scorzonera ensifolia Bieb. — Террасные пески по р. Сызрань выше с. Новоспасского. Местами плотные колонии, нередко вместе с дикой рожью.

Secale sylvestre Host. — Надпойменные террасные пески по р. Сызрань. Иногда плотные колонии.

Senecio schvetzovii Korsh. — На глинистых осолоделых почвах на террасах крупных балок, иногда по щебнистым меловым пологим склонам южнее р. Сызрань. Изредка.

Spiraea litwinowii Dobrocz. — По песчано-каменистым буграм севернее р. Сызрань. Изредка.

Tanacetum kittaryanum (C. A. Mey.) Tzvel., *T. sclerophyllum* (Krasch.) Tzvel., *T. uralense* (Krasch.) Tzvel. — Каменистые южные склоны, обнажения мела и мергеля. Изредка.

Veronica anagalloides Guss. — Топкие, нередко солончаковатые места, молодые аллювиальные наносы. Изредка. А. Г. Еленевский («Флора», 1981) указал в Волжско-Донском флористическом районе лишь для окрестностей г. Боброва (Воронежская обл.).

Редкие виды флоры Ульяновской области, обнаруженные в Новоспасском и Радищевском районах

*** *Acorus calamus* L. — В прибрежной зоне оз. Щучьего, близ с. Новоспасское. С. Д. Калинин (1951): по р. Свияге близ Ульяновска.

Carex juncella (Fries) Th. Fries. — В пойме речки Томышевки близ с. Садовое. Т. В. Егорова («Флора», 1976): близ с. Старая Зиновьевка Карсунского р-на.

Corispermum declinatum Steph. ex Iljin. — В посевах на песчаных почвах. П. Ф. Маевский (1964): Сенгилеевский и Ульяновский районы; LE: близ с. Русская Бектяжка, 1934, Л. Н. Калашников.

*** *Elymus fibrosus* (Schrenk) Tzvel. — Найден в трех местах: близ дер. Маловки по незадернованному откосу оврага; у дер. Поливановки в овраге Жуков по песчаному наносу; в пойме речки Томышевки близ Самайкинского плодопитомнического совхоза. Новоспасский р-н. Н. Н. Цвелев (1976): по р. Суре.

Eragrostis suaveolens A. Beck. ex Claus. — В долине р. Сызрань близ ж.-д. ст. Коптевки на песчаной почве. Цвелев (1976): по р. Волге.

Festuca regeliana Pavl. — По тальвегам балок бассейна р. Терешки в Радищевском р-не. LE: близ Суринское, С. Коржинский.

* *Globularia punctata* Lapeyr. — На участках нераспаханной степи, на каменистых и щебнистых меловых почвах в местах разрушении дерна; нередко обильно. Любопытно, что Д. И. Литвинов, побывавший в 1893 г. как раз в местах современного обильного произрастания шаровницы точечной и специально интересовавшийся подобными видами, о ней даже не упоминает (Литвинов,

---

[2] Здесь и далее означает «Флора европейской части СССР», 1974—1981, тт. 1—5.

1895). Вероятно, распашка степи и усилившийся скотобой оставшихся ее участков привели к образованию «язв» на них, по которым и расселялся этот реликтовый вид. Таким образом, его можно отнести к категории мигрирующих реликтов (по терминологии Шретера). Известен также из окрестностей Ульяновска («Флора», 1981).

** *Hedysarum gmelinii* Ledeb. — На меловом рухляке между деревнями Дмитриевка и Соловчиха в Радищевском р-не. Исчезающее в результате распашки перегнойно-карбонатных щебневатых степей и невысоких меловых бугров.

Melilotus dentatus (Waldst. et Kit.) Pers. — В балках у выходов солоноватых грунтовых вод в левобережной пойме р. Сызрань. Маевский (1964): Ульяновский и Карсунский р-ны.

*** *Oxytropis floribunda* (Pall.) DC. — По меловым каменистым откосам и обрывам близ дер. Александровки вместе с *Asperula exasperata* V. Krecz. ex Klok., *Pimpinella titanophila* Woronow, *Tanacetum kittaryanum* и другими обитателями меловых склонов. Местами обильно. LE: сбор, произведенный студентами в Сенгилевском р-не, Кустовские ключи, 1903. Западнее Волги известен еще из Жигулей («Флора Юго-Востока. . .», 1931). Исчезающее — в результате скотобоя и добычи известняка.

*** *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski. — На меловом рухляке в 3—4 км севернее дер. Суруловки. Западнее Волги считается весьма редким.

Ranunculus nemorosus DC. — Между деревнями Зыково и Юрьевка на щебнистой меловой полусмытой почве по временному эродируемому водотоку. Превосходно отличается от широко распространенного здесь *R. polyanthemos* L. широкими овальными долями нижних листьев, густым оттопыренным щетинистым рыжим опушением, низким ростом.

Salsola tamariscina Pall. — По денудированным глинистым, обычно солонцеватым склонам балок, иногда — песчано-каменистым буграм и на карбонатных щебневатых почвах меловых останцов. Южнее р. Сызрань. В. И. Смирнов (1904): близ с. Старая Кулатка.

Scorzonera austriaca Willd. var. *verrucosa* Krasch. et Lipsch. — Близ дер. Маловки среди типчака на вершине каменистого бугра. Для области известен еще из окрестностей с. Шиловки под Ульяновском («Флора Юго-Востока. . .», 1936).

*** *Silene baschkirorum* Janisch. — В тырсовой степи на перегнойно-карбонатной маломощной щебнистой почве близ с. Новая Лава. Очень редко.

Urtica cannabina L. — На улицах поселка Самайкинского плодопитомнического совхоза. Маевский (1964): у ст. Киндяковка под Ульяновском.

Виды, малоизвестные для Ульяновской обл., хотя и указываемые для всего Волжско-Донского флористического района

Androsace maxima L. — По степным песчаным, но чаще глинистым и нередко солонцеватым местам. Вполне обычно.

Melampyrum argyrocomum Fisch. ex K.-Pol. — По степным ковыльным участкам южнее р. Сызрань. Изредка. *M. arvense*, указываемый ныне Цвелевым («Флора», 1981) только для юга Волжско-Донского флористического района, здесь вполне обычен.

Orobanche caesia Reichenb. — В степях, на *Artemisia austriaca*. Очень редко.

Potamogeton friesii Rupr. — В заводях, прудах, пойменных озерах. Нередко.

Potentilla norvegica L. — Встречена дважды в Новоспасском р-не: в пойме речки Томышевки в ивняках — var. *diffusa* Nestl., по лесосеке дубово-липового леса близ дер. Комаровки — var. *norvegica*.

Salvia pratensis L. — На полянах в широколиственных лесах, по луговинам и мелколесьям балок. Редко.

* *Stipa dasyphylla* (Lindem.) Trautv. — На песчаных степных участках севернее р. Сызрань. Изредка, небольшими пятнами.

* *S. pulcherrima* C. Koch. — На маломощных перегнойно-карбонатных почвах, меловых склонах, зарастающих осыпях мелового щебня. Южнее р. Сызрань. Нередко.

*** *S. tirsa* Stev. — По опушкам дубняков, закустаренным степным склонам на песчаных и глинистых почвах. Наиболее редкий здесь из перистых ковылей.

Triglochin maritimum L. — Солончак в пойме р. Сызрань близ с. Новоспасского.

Некоторые виды считаются неизвестными для Ульяновской обл. по той причине, что часть ее территории ранее относилась к иным административным единицам. Например, южная часть Новоспасского р-на, где Литвинов в 1893 г. сделал много флористических находок, в конце прошлого века входила в Сызранский уезд Самарской губернии (ныне Куйбышевской обл.).

Более редкими из таких видов здесь являются следующие:

* *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. — В дубняке по пологому склону мелового отвала. Литвинов (1895): там же.

Corispermum orientale Lam. — По разбитым пескам, песчаным степям, иногда обильно на песчаных залежах, в посевах. В Новоспасском р-не. LE: Самайкино, 1904, И. В. Палибин.

*** *Goniolimon elatum* (Fisch. ex Spreng.) Boiss. — По сухим глинистым, чаще солонцеватым денудированным склонам балок, меловым буграм. LE: Верхняя Маза, 1925, В. И. Смирнов.

** *Helianthemum cretaceum* (Rupr.) Juz. ex Dobrocz. — На каменистых полузаросших склонах меловых бугров, местами обильно. Литвинов (1895): близ дер. Зыково. Наиболее сохранившийся из солнцецветов, но сильно страдает от скотобоя.

*** *H. nummularium* (L.) Mill. — На каменистых меловых склонах близ деревень Зыково и Суруловка. Очень редко. LE: Новая Лава, А. П. Шенников.

Nepeta ucranica L. — Литвинов (1895): близ Юрлово, каменистый склон.

* *Paeonia biebersteiniana* Rupr. — Калинин (1951): между дер. Средниково и с. Верхняя Маза (Радищевский р-н).

** *Polypodium vulgare* L. — Маевский (1964): с. Новоспасское. Несмотря на специальные поиски, нам обнаружить этот вид здесь не удалось.

Potentilla alba L. — В грушанковом сосняке на севере Новоспасского и на юге Кузоватовского районов. Известна также из окрестностей Ульяновска («Флора Юго-Востока. . .», 1931).

*** *Scabiosa isetensis* L. — На обнажениях мела близ деревень Суруловки и Зыково. Литвинов (1895): близ Юрлово. Исчезающее растение.

*** *Scutellaria cisvolgensis* Juz. — LE: Лавинская степь между Канадеем и Новой Лавой. Классическое место.

Более обычны следующие виды:

Bupleurum falcatum L. — На песчаных и щебневатых меловых почвах, чаще по опушкам лесов, закустаренным склонам и в сосняках. Литвинов (1895): Юрлово.

Carduus hamulosus Ehrh. — По обочинам дорог, на залежах. Литвинов (1895): между Новоспасское и Юрлово и близ дер. Зыково.

Carex muricata L. — В светлых лесах, на опушках и полянах. Литвинов (1895): близ Зыково и Юрлово.

*** *Dianthus volgicus* Juz. — По мнению В. В. Благовещенского (1964), основным видом гвоздики песчаных пространств Среднего Поволжья является гвоздика песчаная *D. arenarius* L. На наш взгляд, по крайней мере в южных районах области на разбитых и дефлируемых песках, полузаросших склонах песчано-каменистых бугров обитает гвоздика волжская, более близкая к гвоздике иглистой *D. acicularis* Fisch. ex Ledeb.

Euphorbia volgensis Krysht. — На меловых обнажениях, меловом рухляке. Литвинов (1895): близ Юрлово; Смирнов (1904): близ с. Старая Кулатка.

Gypsophila altissima L. — Меловые обнажения, меловой рухляк. Литвинов (1895): близ Зыково, Юрлово; Смирнов (1904): близ с. Старая Кулатка.

Jurinea charcoviensis Klok. — По террасным открытым, реже боровым пескам. Обитающая здесь популяция по резко отогнутым листочкам обертки близка к *J. ewersmannii* Bunge, уклоняясь, однако, по другим признакам в сторону *J. cyanoides* (L.) Reichenb.

Linum perenne L. — На обнажениях мела, перегнойно-карбонатных щебневатых почвах в степях. Также указывал Смирнов (1904).

Polygala hybrida DC. — По степным склонам. Нередко. LE: близ Новой Лавы, Шенников.

Potentilla heptaphylla L. — По глинистым, чаще закустаренным склонам балок. Литвинов (1895): на солончаках по дороге из Новоспасское в Юрлово и в кустах близ Зыково.

Scorzonera stricta Hornem. — Открытые и закустаренные склоны, лесные поляны. Литвинов (1895): близ Юрлово.

Silene artemisetorum (Klok.) Czer. — По степям, нередко. LE: Верхняя Маза—Соловчиха (Радищевский р-н), 1925, Смирнов.

Sonchus palustris L. — В поймах среди ивняков по топким местам. Литвинов (1895): по ручью близ Юрлово.

Taraxacum serotinum (Waldst. et Kit.) Poir. — На глинистых, нередко солонцеватых и перегнойно-карбонатных неразвитых почвах. Смирнов (1904): близ с. Старая Кулатка.

Литвинов (1895) близ Зыково находил также ****Senecio congestus* (R. Br.) DC. (*S. arcticus* Rupr.). Наши специальные поиски этого вида не увенчались успехом; возможно, что он исчез из данной местности.

Часть видов, ранее указывавшихся для Ульяновской обл. (Маевский, 1964), ныне почему-то исключена для всего Волжско-Донского флористического района («Флора», 1976—1981). Из таких видов на исследованной нами территории встречаются следующие:

* *Lilium martagon* L. — В широколиственных лесах, на полянах. Изредка. LE: в лесу близ Новой Лавы, Шенников.

Salvia nutans L. — В щебнистой ковыльно-тырсовой степи. Редко.

Vincetoxicum stepposum (Pobed.) A. et D. Löve. — На участках перистоковыльной степи, по склонам меловых бугров и в песчаных остепненных сосняках. Нередко.

На основании приведенного списка видов, равно как и ранее опубликованного (Михеев, 1968), вполне очевидны недостаточно полные данные по флоре Ульяновской обл. Детальное исследование лишь небольшого кусочка территории юга области пополнило ее флору почти на 100 видов.

Наиболее замечательной находкой является обнаружение нового для Русской равнины растения ** *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) DC. Вместе с меловой сосной ** *Pinus sylvestris* L. var. *cretacea* Kalenicz. ex Kom. этот вид, возможно, непрерывно существует с доледникового периода. Вообще с меловыми обнажениями, вызванными эрозионным срезом первой поверхности выравнивания, с меловыми останцами (столовыми горами), меловым делювием здесь связано существование многих редких и характерных видов: *Scabiosa isetensis*, *Globularia punctata*, *Oxytropis floribunda*, *Asperula exasperata*, *** *A. petraea* V. Krecz. ex Klok., *Helianthemum cretaceum*, *H. nummularium*, *Koeleria sclerophylla* P. Smirn., *Euphorbia volgensis*, *Linum ucranicum* Czern., *Astragalus albicaulis* DC., *** *A. cornutus* Pall., *Tanacetum kittaryanum*, *Clausia aprica* (Steph.) Korn.-Tr., *** *Hedysarum grandiflorum* Pall., *H. gmelinii*, *Pimpinella titanophila*, ** *Dianthus rigidus* Bieb., *Helictotrichon desertorum* (Less.) Nevski, *Psathyrostachys juncea* и др. Вероятно, вряд ли было бы правильным всех их считать дериватом доледниковой ксерофильной флоры; часть могла проникнуть и в более позднее время из более южных и юго-восточных районов страны.

Помимо меловых останцов, свидетелей миоценового пенеплена, столь же древними убежищами реликтовой флоры являются песчано-каменистые бугры, скелет которых сложен палеогеновыми опоками и песчаниками. Это останцы плиоценовой эрозионной фазы. Тут ютятся такие оригинальные и редко встречающиеся псаммофиты и петро-псаммофиты (также и ксерофиты широкой экологической амплитуды), как * *Stipa zalesskii* Wilensky, *S. dasyphylla*, *** *Alyssum gmelinii* Jord., *Minuartia setacea* Hayek, *Dianthus volgicus*, *Scorzonera ensifolia*, *Allium strictum* Schrad., *Orthantha lutea* (L.) A. Kerner ex Wettst., *Asperula* aff. *graveolens* Bieb. ex Schult. et Schult. fil., *** *Mollugo cerviana* (L.) Ser., *Poa stepposa* (Kryl.) Roshev. Древняя песчаная терраса р. Сызрань — наиболее северный и северо-восточный форпост *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng — типичного степняка, образующего перекати-поле. Здесь это растение формирует весьма своеобразную змеевковую степь, ассоциируясь нередко со * *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud., *S. dusyphylla*.

Эрозионным расчленением второй поверхности выравнивания в исследованной местности выведены на поверхность нижнемеловые засоленные глины. Выходы их приурочены к южным склонам речек и гигантских балок. Постоянно эродируемые с древних времен глинистые солонцеватые склоны, где нет конкуренции зональных ценозообразователей или она весьма слаба, явились убежищем для таких в общем более южных и восточных видов, как *** *Artemisia nitrosa* Web. ex Stechm., *A. santonica* L., *Salsola tamariscina*, *** *Astragalus pseudotataricus* Boriss., *** *A. macropus* Bunge и др. Наличие подобных растений здесь мы считаем результатом миграционных процессов, вызванных ледниковыми пендуляциями четвертичного периода.

В заключение отмечаем, что в трудных случаях при определении видов нам оказали помощь сотрудники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) Ан. А. Федоров, Н. Н. Цвелев, Е. Г. Победимова, А. Г. Борисова, Т. В. Егорова, Н. С. Филатова, за что выражаем им искреннюю благодарность.

Образцы перечисленных видов хранятся в гербарии Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева (ТСХА), а дублеты многих из них — в Гербарии БИН АН СССР (Ленинград) (LE).

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В. Песчаные степи в районе сосновых лесов Приволжской возвышенности. — Бот. журн., 1964, т. 49, № 1, с. 52—62. — *Калинин С. Д.* О некоторых новых и редких видах флоры Среднего Поволжья. Сообщение 2. — В кн.: Охрана природы, 1951, сб. 14, с. 135—143. — *Литвинов Д. И.* Ботанические экскурсии в Сызранском уезде. — Изв. Акад. наук, сер. 5, 1895, т. 2, № 5, с. 413—449. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР, изд. 9-е. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Михеев А. Д.* Дополнение к флоре Ульяновской области. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 5, с. 973—979. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР. Л.: Наука, 1981. 264 с. — *Смирнов В. И.* К флоре Симбирской губернии. — Приложение к протоколу № 231 заседания Общества естествоиспытателей при Казанском университете, 1904, № 35, с. 1—24. — *Флора* европейской части СССР, т. 2. Л.: Наука, 1976. 236 с.; т. 3, 1978. 260 с.; т. 4, 1979. 380 с.; т. 5, 1981. 356 с. — *Флора* Юго-Востока европейской части СССР, т. 5: Тр. Бот. сада АН СССР, т. 43, вып. 2, 1931, с. 361—839; т. 6, 1936. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 484 с. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 III 1983.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 005 : 581.9

Г. Г. Герасименко, С. Ф. Колодяжный

О МЕТОДЕ СРАВНЕНИЯ КЛАССИФИКАЦИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

G. G. GERASIMENKO, S. TH. KOLODJAZHNY. ON THE METHOD OF COMPARISON OF VEGETATION CLASSIFICATIONS

Предлагается метод сравнения классификаций растительности, основанный на расчете расстояний между абстрактными центрами разных классификационных методов. Абстрактные центры выявляются при анализе факторной структуры результатов определенного классификационного метода. Сравниваются результаты пяти методов классификации, полученные на трех массивах описаний. Анализ матриц расстояний позволяет предположить, что наиболее существенные различия между классификационными методами обусловлены различиями в биологических посылках методов.

Сравнение методов классификации растительности проводилось уже неоднократно (Moore e. a., 1970; Герасименко, 1977; Розенберг, 1978; Миркин, Розенберг, 1979; Booth, 1978, и др.). Тем не менее эта задача нуждается в дальнейшей формализации, выборе направлений и критериев. Сравнение различных классификационных методов может проводиться на разных уровнях. Следует говорить о качественном или концептуальном сравнении, когда оцениваются теоретические основания методов, значимость их в становлении и развитии определенных фитоценотических школ, рассматриваются особенности алгоритмов классификации, определяется степень соответствия алгоритмов теоретическим посылкам методов. Возможно и количественное сравнение методов, основанное главным образом на анализе результатов классификаций. Если первый уровень сравнения следует считать достаточно продвинутым (Александрова, 1969), то второй развит еще слабо. Сравнивая классификационные методы по результатам классификации, необходимо помнить, что различия могут обусловливаться несколькими причинами. Во-первых, методы могут различаться своими биологическими предпосылками. Так, если в основе классификации лежит принцип доминирования, выделенные таксономические единицы будут характеризоваться определенным морфологическим строением. Если же выделение классификационных единиц проводится по группам положительно сопряженных видов, полученные таксоны будут различаться экологически. Во-вторых, различия могут по-разному проявляться на разных массивах описаний. В случае, когда доминанты отличаются широкой экологической амплитудой, степень совпадения результатов вышеупомянутых методов окажется весьма низкой. Когда мы имеем дело с описаниями сообществ, в которых доминанты являются мощными эдификаторами, то получаем значительное соответствие результатов этих методов. В-третьих, различия выделенных разными методами единиц растительности могут определяться некоторыми особенностями алгоритмов. Наиболее четко различающиеся описания образуют одинаковые характерные ядра в двух методах, а переходные описания в зависимости от алгоритма могут присоединяться к различным ядрам и приводить к несовпадению результатов.

В задаче сравнения методов классификации используемый массив описаний служит по существу вспомогательным инструментом, и влияние его особенностей на результаты сравнения является трудно контролируемым и нежелательным. Это влияние может быть сведено к минимуму, если используются несколько массивов описаний и соответствующий алгоритм сравнения.

Мы предлагаем метод сравнения классификаций, основанный на анализе структуры межгрупповой изменчивости. Для этого применяются центры таксонов, полученные в результате классификации, поэтому различия, вызванные наличием в массиве описаний переходных описаний, в этом методе сравнения не выявляются. Остается предположить, что различия между методами классификации, если они будут обнаружены, обусловливаются биологическими посылками методов. Алгоритм предлагаемого нами метода сравнения состоит из следующих этапов.

1. Группы описаний, полученные в результате классификации, заменяются их центрами. В принципе центр группы можно конструировать по-разному. В нашей работе центр представляет собой «среднее описание», т. е. имеет координаты, равные средним арифметическим значениям исходных признаков описаний, образовавших данную таксономическую группу.

2. Для каждого метода классификации определяются оси максимального варьирования. С этой целью использован метод главных компонент (признаки — обилия видов, объекты — центры групп; Харман, 1972). Количество выделяемых осей для всех методов одинаково. В нашем случае использовались две оси.

3. На каждой оси максимального варьирования найдены 2 точки — абстрактные центры, лежащие на расстоянии, равном величине факторной дисперсии от начала оси (один центр в положительную сторону, другой в отрицательную)

$$\mathbf{x}_i^+ = \mathbf{x} + \sigma \circledast \mathbf{F}_i,$$

$$\mathbf{x}_i^- = \mathbf{x} - \sigma \circledast \mathbf{F}_i,$$

где $i=1$, 2 — число осей максимального варьирования (число факторов); $\mathbf{x}$ — вектор средних; $\mathbf{F}_i$ — вектор нагрузок на i-тый фактор; σ — вектор стандартных отклонений; $\circledast$ — операция покомпонентного умножения векторов.

4. Для каждого абстрактного центра одного из двух сравниваемых методов находим ближайший абстрактный центр в другом методе. Между ними рассчитываем евклидово расстояние. Для каждой пары методов получаем 4 значения расстояний.

5. Расстояние между двумя методами принимается равным среднему значению евклидовых расстояний между абстрактными центрами.

Проводя сравнение подобным образом, мы учитываем 2 характеристики сравниваемых методов: 1) уровень корреляции осей максимального варьирования; 2) степень совпадения объемов сравниваемых факторных пространств. Чем сильнее коррелируют оси, т. е. чем меньше угол между соответствующими парами осей в разных методах, тем они меньше будут различаться. И далее, если величина факторной дисперсии сравниваемых осей примерно одинакова, то абстрактные центры будут расположены на осях на равном расстоянии и методы будут отличаться друг от друга лишь незначительно.

Выбирая методы для сравнения, мы остановились на тех, которые различаются как по своим биологическим предпосылкам, так и по степени формализации алгоритмов. Сравниваются следующие методы: выделение однородных групп по доминантам, по доминантам и экологическим группам (Ниценко, 1971); модификация метода Браун-Бланке (Герасименко, 1976); «блок-метод» (Миркин, 1971, 1974); анализ распределения проективного покрытия видов (Герасименко, Ипатов, 1980).

Доминантный метод основан на признаках, отражающих морфологию растительных сообществ и выраженных физиономически — доминантных видах, он относится к морфолого-физиономическим методам. К доминантным видам мы относим виды из класса господствующих, если таковых нет, — из класса согосподствующих (Ипатов и др., 1966). Такой прием позволил формализовать данный метод.

В методе доминантных и экологических групп, помимо критерия доминантности, который учитывается в данном случае на эвристическом уровне, принимаются во внимание группы видов разной экологической принадлежности, индицирующие условия сообществ. Формирование доминантных и экологических групп происходит достаточно субъективно: на основании представлений исследователя, литературных данных об экологии видов. Данный метод эколого-морфологический в своей основе, его алгоритм не формализован.

В методе классификации Браун-Бланке низшие таксономические единицы предлагается выделять по дифференциальным видам, т. е. видам, которые встречаются вместе в ряде описаний, а в других описаниях отсутствуют. Дифференциальные виды рассматриваются нами как группы сопряженных видов. Таким образом, алгоритм этого метода формализован, метод энолого-флористический.

«Блок-метод» Миркина объединяет сообщества, характеризующиеся относительной однородностью состава детерминантов и доминант. (В более поздних работах автор метода не считает признак доминантности необходимым диагностическим признаком). Алгоритм метода следует отнести к наиболее разработанным и достаточно формализованным. Метод в основе эколого-морфологический.

В методе анализа распределений проективного покрытия видов выделение групп описаний происходит по видам, распределение обилия которых имеет значимые деформации (несоответствия теоретической функции). Этот метод мы относим к морфолого-физиономическим, так как деформации, как правило, имеют обильные виды, определяющие физиономию сообщества.

Сравнение методов проведено параллельно на трех массивах описаний напочвенного покрова (травяно-кустарничкового и мохово-лишайнинового ярусов), различающихся по уровню гетерогенности покрова. Первый наиболее гомогенный массив описаний собран в дубраве (Калининградская обл., Озерский р-н), он состоит из 580 описаний, сделанных на пробных площадях размером 0.25 м^2. В травяном покрове заметен плавный постепенный переход между зонами с доминированием *Carex pilosa* Scop. и *Aegopodium podagraria* L., на небольшой площади доминирует *Mercurialis perennis* L., всего отмечено 24 вида травянистых растений (в табл. 1 и 2 — Дубрава).

Второй участок выбран в сосновом лесу на прибрежных дюнах Ладожского озера (Карельская АССР, Олонецкий р-н). Сделано 1500 описаний пробных площадок 0.1 м^2, общее число видов 26. Характерным свойством напочвенного покрова является его пространственная неоднородность, довольно четкая пятнистость, обусловленная прежде всего рельефом: кустистые лишайники приурочены к повышениям, склонам южной экспозиции, мхи образуют сплошной покров в понижениях рельефа и на склонах северной экспозиции. В травяно-кустарничковом ярусе широко представлены *Vaccinium vitis-idaea* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, *Empetrum nigrum* L., к открытым местообитаниям, как правило, приурочены *Festuca ovina* L. и *Lerchenfeldia flexuosa* (L.) Schur. (в табл. 1 и 2 — Бор). Третий наиболее гетерогенный массив насчитывает 1000 описаний (размер площадки 1 м^2), выполненных в нескольких растительных сообществах (Коми АССР, Печоро-Илычский заповедник).[1] Профиль начинается в сосняке зеленомошном с участием кустарничков *Vaccinium myrtillus* L. и *Ledum palustre* L., который сменяется небольшим болотным массивом. Затем описаны сообщества сосняка багульниково-зеленомошного, за которым начинается основной болотный массив. Для окраины болота характерна пушицево-сфагновая топь, сменяющаяся выраженным грядово-мочажинным комплексом. В центре болота встречаются сообщества аапа комплекса: плоские гряды и мочажины — озерки с *Menyanthes trifoliata* L. Завершает профиль сосняк беломошный. Были учтены виды (40), встречаемость которых составила не менее 5% (в табл. 1 и 2 — Болото).

В сравнительном анализе использованы все выделенные таксономические группы независимо от того, каким количеством описаний они представлены (возможно, и одним). Отмечая этот факт, уместно привести следующие рассуждения. Предположим, что каким-то классификационным методом выделено малое число групп. В этом случае группы окажутся многочисленными (представленными большим числом описаний) и поэтому дисперсия центров этих групп будет незначительной, что позволяет пренебречь статистической природой этих центров и применить предложенный алгоритм, несмотря на малое число групп. Если же метод классификации приводит к выделению большого числа групп (в том числе и одиночных), то дисперсия центров достаточно велика, что и является во многих работах причиной элиминирования малых групп при анализе результатов классификации. Но поскольку наш метод сравнения работает не с отдельными центрами, а со всем множеством центров, вернее даже с осями максимального варьирования этих центров, то надежность сравнения гарантируется большим количеством групп. Эти соображения делают оправданным и даже необходимым учет всех групп описаний. Мы могли сравнивать методы, выделяющие не менее трех групп описаний, так как учтены 2 оси изменчивости.

---

[1] Авторы приносят благодарность М. С. Боч за предоставленный материал.

Напомним еще раз, что каждая таксономическая группа описаний представлена своим центром — средними значениями проективного покрытия видов, встреченных в данной совокупности описаний. Информация о числе таксономических групп, полученных сравниваемыми методами, содержится в табл. 1. По приведенному выше алгоритму рассчитаны средние расстояния между методами, полученные значения расстояний сведены в матрицы (табл. 2).

ТАБЛИЦА 1

Число таксономических групп, полученных сравниваемыми методами на трех массивах описаний

№ п/п	Методы	Дубрава	Бор	Болото
1	Доминантный	10	19	14
2	По доминантным и экологическим группам	10	16	8
3	Браун-Бланке	3	2	7
4	«Блок-метод»	21	3	11
5	Анализ распределения обилия видов	7	20	11

ТАБЛИЦА 2

Матрицы расстояний между сравниваемыми методами

Дубрава

1	×			
3	1.531	×		
4	1.355	1.036	×	
5	1.204	1.597	1.053	×

Бор

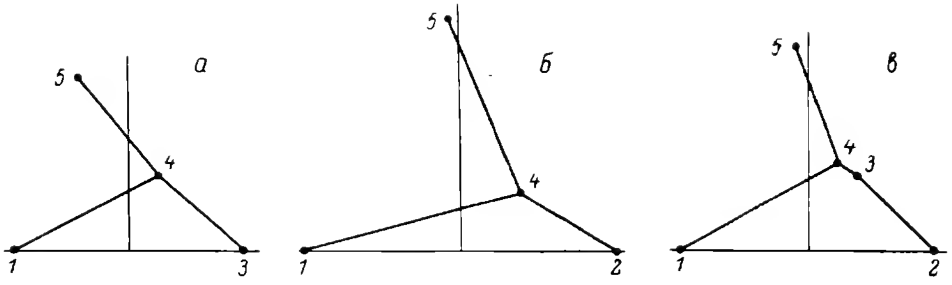
1	×			
2	2.046	×		
4	1.712	0.970	×	
5	1.781	1.857	1.485	×

Болото

1	×				
2	1.587	×			
3	1.565	0.998	×		
4	1.577	1.276	0.770	×	
5	1.453	1.451	1.119	1.234	×

Примечание. 1—5 — то же, что в табл. 1.

Для большей наглядности и более полной интерпретации полученных результатов по значениям расстояний построены ординационные схемы классификационных методов (см. рисунок), позволяющие представить их взаимное расположение на плоскости. Для этой цели использован метод ординации L. Orlóci (1966). Метод проводит ординацию в прямоугольной системе координат, он достаточно прост в вычислительном отношении (см.: Василевич, 1969). Следует заметить, что, ординируя на плоскости более чем 3 объекта, мы искажаем взаиморасположение некоторых объектов. Нужно иметь в виду, что четвертая точка на приведенных схемах находится на некотором расстоянии от плоскости ординации, за счет этого реальное расстояние между третьей и четвертой точками в болотном массиве описаний больше (примерно в 5 раз), чем представлено на плоскостной схеме. Заметим, что ординационные схемы построены так, что оси ординации являются осями максимального варьирования, причем варьиро-



Ординация методов по Orlóci (1966).

а — дубрава, *б* — бор, *в* — болото. Цифры соответствуют номерам методов, приведенным в табл. 1. *Жирные* линии соединяют каждую точку с ближайшим соседом.

вание по горизонтальной (первой) оси больше, чем по вертикальной (второй).

Проследив взаимное расположение методов в исследуемых массивах описаний на первой оси, мы считаем возможным интерпретировать эту ось как экологичность классификаций. В массиве описаний дубравы на противоположных концах первой оси расположены доминантный метод и метод Браун-Бланке. Доминантный метод, как уже указывалось, учитывает лишь критерий физиономичности сообществ. Только в том случае, когда доминантные виды являются сильными эдификаторами, выделенные по ним таксономические группы окажутся экологически обособленными. В дубраве доминируют *Carex pilosa*, *Aegopodium podagraria* или *Mercurialis perennis*. Эти виды характеризуются близкой экологией, и выделение соответствующих им экологических свит представляет большие трудности. По этой причине метод доминантных и экологических групп в данном массиве не рассматривается. В методе Браун-Бланке доминантные виды не принимались во внимание, группы дифференциальных видов (их 2) маломощные, в большинстве описаний перекрываются, поэтому таксономические группы, полученные этим методом, в какой-то степени случайны и значительно отличаются от групп, выделенных по доминантам. Метод анализа распределений обилия видов в дубраве по первой оси лишь незначительно отличается от доминантного, так как значимые деформации имеют именно доминантные виды. «Блок-метод» занимает примерно середину амплитуды варьирования первого фактора. Этот метод является как бы обобщающим по отношению к предыдущим, так как учитывает и доминантные виды, и экологические группы. Таким образом, по отношению к первому фактору по мере увеличения экологичности классификаций выстраивается ряд: доминантный метод, метод анализа распределений обилия видов, «блок-метод», метод Браун-Бланке. Заметим, что ординационная схема методов в описаниях дубравы в очень большой степени соответствует второй и третьей схемам, методы в данном случае различаются менее всего.

На второй ординационной схеме в массиве описаний осняка лишайниково-зеленомошного отметим следующие особенности. Метод анализа распределений обилия видов заметнее продвинут в сторону возрастания экологичности по отношению к доминантному. Можно предположить, что появление деформаций в распределении видов вызывается неравномерным действием какого-либо экологического фактора и разделение описаний на группы по месту этих деформаций более оправдано и несет больше экологической информации, нежели условное разделение на доминанты и недоминанты. Еще в большей степени продвинут «блок-метод», и максимальной экологичностью отличается метод доминантных и экологических групп. В «блок-методе» выделены 2 плеяды детерминантных видов (на основании анализа матрицы сопряженности). Одна включает в себя зеленые мхи и кустарнички, индицирующие затененные местообитания, другая — кустистые и бокальчатые кладонии — виды, приуроченные к сухим освещенным местам. Метод доминантных и экологических групп наряду с этими экологическими группами выделяет еще 3, в результате чего полученные таксономические группы обладают большим экологическим разнообразием. Метод Браун-Бланке в этом массиве описаний не рассматривался, так как в результате его применения получены только две классификационные единицы. Следовательно, на втором участке методы образовали следующую последовательность: доминантный метод, метод анализа распределений покрытия видов, «блок-метод», метод доминантных и экологических групп.

В массиве описаний болота наиболее продвинутым по оси экологичности оказался, как и в предыдущем случае, метод доминантных и экологических групп. Этот метод выделяет максимальное число экологических групп — 9. В методе Браун-Бланке и «блок-методе» для расчета межвидовой сопряженности был использован один и тот же коэффициент (только на этом участке), поэтому в этих методах выделено по 4 очень близких по составу плеяды положительно сопряженных видов. В результате чего эти 2 метода на первой оси расположены достаточно близко. «Блок-метод», учитывающий еще и доминантные виды, оказался ближе к первому и пятому методам. На третьем участке имеем следующий ряд: доминантный метод, метод анализа распределения обилия видов, «блок-метод», метод Браун-Бланке, метод доминантных и экологических групп.

Таким образом, взаимное расположение методов на оси максимального варьирования одинаково для всех массивов описаний. Мы полагаем, что этот факт свидетельствует о том, что предложенный способ сравнения выявляет наиболее существенные различия между классификационными методами, происходящие из различий в их биологических посылках.

Заметим в заключение, что предложенный метод сравнения не использует никаких оценочных шкал, т. е. он позволяет установить взаимоотношения между методами классификаций без абсолютного их оценивания в терминах «хуже—лучше». Методы сравнения, использующие оценочные шкалы, имеют общий недостаток: как только сконструирована шкала оценивания, становится возможным указать некоторый «наилучший» метод классификации, который получит по этой шкале максимальную оценку. Следовательно, использование оценочных шкал в задаче сравнения классификаций всегда объявляет некоторый произвольно выбранный алгоритм наилучшим.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 276 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Герасименко Г. Г.* Применение статистического подхода к методике обработки описаний по Браун-Бланке. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 9, с. 1216—1229. — *Герасименко Г. Г.* Сравнительный анализ некоторых методов выделения низших таксономических единиц растительности. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 3, с. 383—393. — *Герасименко Г. Г., Ипатов В. С.* Анализ распределения обилия видов как метод классификации растительности. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 717—724. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. И.* Об оценке степени участия вида в структуре растительного покрова. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 8, с. 1121—1126. — *Миркин Б. М.* «Блок-метод» выделения растительных ассоциаций. — В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л.: Наука. 1971, с. 141—180. — *Миркин Б. М.* Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с. — *Миркин Б. М., Розенберг Г. С.* Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации. — В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, т. 3. М.: ВИНИТИ, 1979, с. 71—137. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с. — *Розенберг Г. С.* Сравнение результатов классификации растительности путем координации единиц. — Экология, 1978, № 4, с. 26—32. — *Харман Г.* Современный факторный анализ. М.: Статистика, 1972. 486 с. — *Booth T. H.* Numerical classification techniques applied to forest tree distribution data. 1. A comparison of methods. — Austril. J. Ecol., 1978, vol. 3, N 3, p. 297—306. — *Moore J. J., Fitzsimons S. J. P., Lambe E., White J.* A comparison and evaluation of some phytosociological techniques. — Vegetatio, 1970, vol. 20, N 1—4, p. 1—20. — *Orloci L.* Geometric models in ecology. 1. The theory and application of some ordination methods. — J. Ecol., 1966, vol. 54, N 1, p. 193—215.

Ленинградский государственный университет.

Получено 10 V 1983.

УДК 58.08 : 576 : 56 : 634.0.55 : 56,074

Н. С. Снигиревская

К МЕТОДИКЕ КОЛЛЕКЦИОНИРОВАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ДРЕВЕСИН В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ РЕКОНСТРУКЦИИ АРХЕОПТЕРИСОВЫХ

N. S. SNIGIREVSKAYA. ON THE FIELD TECHNIQUE OF FOSSIL WOOD COLLECTION IN CONNECTION WITH THE PROBLEM OF THE RECONSTRUCTION OF ARCHAEOPTERIDS

На примере коллекционирования древесин археоптерисовых рекомендуется шире использовать в практике палеоботанических исследований методику послойных расчисток и препарирования растительных остатков, в том числе древесин палеозойских и мезозойских растений, непосредственно в обнажении пород для получения наиболее полной информации об их внешнем облике и условиях произрастания. Предлагается схематическая реконструкция растений *Archeopteris archetypus*. Рассматриваются некоторые вопросы эволюции и экологии археоптерисовых.

Реконструкция внешнего облика и условий произрастания вымерших растений невосредственно зависит от степени знакомства с их внешней и внутренней структурой. «Неполнота геологической летописи» постоянно выдвигается как некое оправдание того, что все еще очень мало известно об экологии и жизненных формах растений, описанных в виде фрагментарных остатков из отложений разных геологических эпох. О том, что эта «неполнота» имеет место, едва ли стоит спорить. Но так ли она велика? Не является ли она в ряде случаев кажущейся, основанной на несовершенстве тех приемов и методов, которыми пользовались (и часто до сих пор пользуются) исследователи на протяжении почти двух столетий существования палеоботаники как самостоятельной области исследования?

Если обратиться к известным в нашей стране местонахождениям палеозойских растений различного возраста, то можно с уверенностью сказать, что многие из них, если не большинство, поистине неисчерпаемы, например местонахождения девонских флор Саяно-Алтайской горной области (Ананьев, 1959), Тувы (Петросян, 1967), Казахстана (Сенкевич, 1961; Юрина, 1969), Тимана (Сенкевич, 1960) и Донецкого бассейна (Ищенко, 1965), среднекаменноугольных флор Донецкого бассейна (Новик, 1952) и другие.

Что же касается методики коллекционирования материала как главного фактора, определяющего успех его дальнейшей интерпретации, то она очень несовершенна — сбор ископаемых растений за редким исключением связан с сильным повреждением остатков в процессе их выборки из породы. Обычно специалисты, ограниченные недостатком времени, довольствуются взятием лишь наиболее хорошо сохранившихся фрагментов образцов, в значительной мере случайно отбитых от породы. Тем самым уже на первом этапе материал становится фрагментарным, и, как это не парадоксально, по вине самого исследователя. Правда, нередко на месте производится подсчет отпечатков (наблюдавшихся в поле и оставленных там) или окаменелостей того или иного вида на избранной единице поверхности или объема пород и составляется описание условий их захоронения. При этом тем не менее теряется значительная часть информации, как правило, вполне доступной, хотя и скрытой в недрах пород.

Так, традиционная форма сбора древесин[1] в виде небольших образцов является правомерной только в отношении кайнозойских растений, представленных в основном рецентными родами, внешний облик и жизненная форма которых хорошо известны. Что же касается более древних групп, в том числе и в первую очередь целиком вымерших, формы роста и габитус которых исследованы недостаточно или полностью не известны, совершенно необходимы применение к ним методики послойных расчисток и препарирования растений непосредственно в обнажении по мере их выборки из породы. До сих пор этот способ

---

[1] Понятие «древесина» в палеоботанике является сборным, оно применяется для обозначения ископаемых стволов и корней и их фрагментов (часто состоящих только из вторичной ксилемы-древесины).

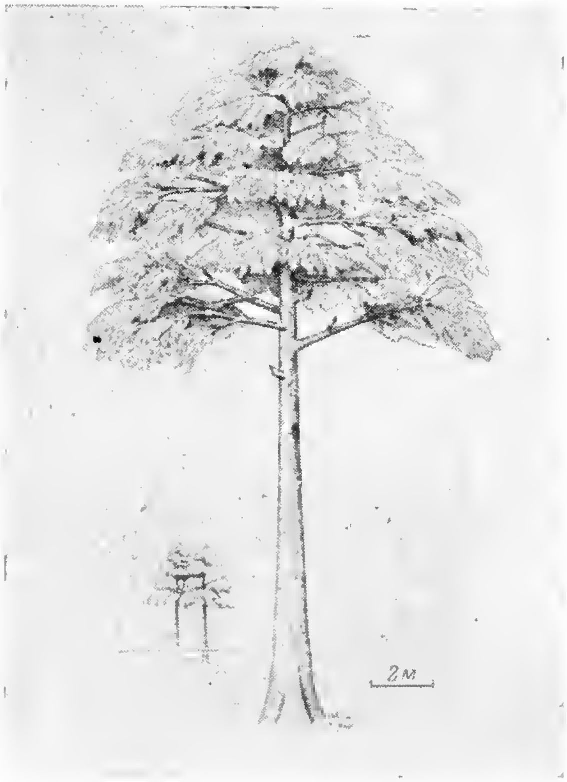


Рис. 1. Схематическая реконструкция археоптериса, по C. Beck (1962a, b).

коллекционирования распространялся только на отпечатки растений и применялся лишь при специально поставленных тафономических исследованиях.

Многолетний опыт применения методики послойных расчисток и препарирования остатков растений в обнажениях нижнетриасовых отложений Тунгусского (Снигиревская, 1980) и верхнедевонских отложениях Донецкого (Снигиревская, 1982) бассейнов показал ее незаменимость при сборе палеозойских и мезозойских растений, сохранившихся в виде отпечатков и особенно окаменелостей, в том числе остатков пикноксилических древесин археоптерисовых — рода *Callixylon* Zalessky, известного в отложениях позднего девона во многих точках Донбасса. Длительное время на основании сходства их анатомического строения с древесинами каменноугольных голосеменных их единодушно относили к кордантовым (Тахтаджян, 1956). В 1960 г. появилось сенсационное сообщение американского палеоботаника C. Beck (1960a, b) о находке побегов гетероспорового папоротниковидного растения *Archaeopteris* Dawson с анатомическим строением оси, свойственным *Callixylon*. Первое время к этому открытию относились скептически — уж очень невероятным казалось то, что папоротник мог иметь габитус и внутреннее строение настоящего древесного растения. Однако последующие исследования (Beck, 1962a, b, 1964a, b; Carluccio e. a., 1966) подтвердили тождественность *Archaeopteris* и *Callixylon*.

Beck предложил реконструкцию археоптериса, которая, как видно на рис. 1, касается надземной части растения. Характер кроны (Beck, 1962a) был в значительной мере условным. Уже тогда он был убежден, что древесные археоптерисовые, предшествующие голосеменным в геологической истории, были их непосредственными предками. Он предложил рассматривать археоптерисовые вместе с резко отличными от них аневрофитовыми в типе *Progymnospermopsida* Beck (1962a), что приняли большинство палеоботаников. При этом главным аргументом в пользу сближения археоптерисовых с голосеменными было наличие точечной поровости элементов древесины. В недавно вышедшей статье Beck (1981) убедительно интерпретирует репродуктивные органы археоптерисовых как стробилы, правда, сближая их со спороношениями неггератиевых.

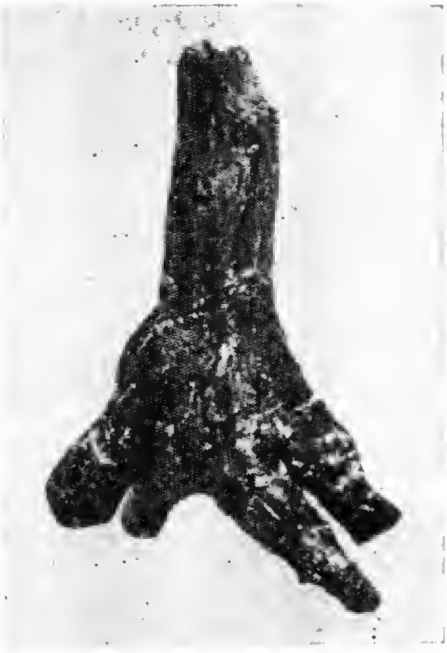


Рис. 2. Пень *Callixylon trifilievii*.

$^{1}/_{10}$ нат. вел. Обр. I/1505 БИН. Донецкая обл., Старобешевский р-н, окрестности пос. Раздольное, левый берег р. Мокрой Волновахи ниже рудника «Дальний».

После открытия Beck опубликовано немало работ, которые значительно пополнили наши представления о характере расположения листьев и ветвления побегов археоптерисовых, строении листовых следов, корней, органов спороношения, деталях структуры первичной и вторичной ксилемы, особенностях ультрамикроскопического строения трахеид и клеток лучей и пр. (Beck, 1962a, b, 1964a, b, 1970, 1971, 1976, 1978, 1981; Лепехина, 1963; Schmid, 1967; Namboodiri, Beck, 1968; Phillips e. a., 1972; Bonamo, 1975; Scheckler, 1978; Iurina, Lemoigne, 1979; Снигиревская, 1982; Lemoigne e. a., 1983, и др.).

Во время полевых работ нескольких сезонов (с 1974 по 1981 г.) автором настоящей статьи был предпринят поиск остатков археоптерисовых, в частности облиственных побегов, репродуктивных органов, а также стволов и корней, в верхнедевонских отложениях классического местонахождения рода *Callixylon* в окрестностях пос. Раздольного (бывший Большой Каракубы) Донецкой обл., откуда впервые он был описан М. Д. Залесским (Zalessky, 1909).

Для того чтобы максимально сократить потери при сборе древесин и других растительных остатков, были произведены тщательные послойные расчистки пород, препарирование, а также в ряде случаев и склеивание образцов непосредственно в обнажении по мере их выборки. При этом на все извлеченные образцы были наклеены кусочки пластыря с номерами, эти номера нанесены на схематичные рисунки, по которым была проведена последующая монтировка образцов в лабораторных условиях. Успех примененной методики не замедлил сказаться. Было добыто много крупных облиственных побегов и спороношений *Archaeopteris archetypus*, а также несколько больших пней *Callixylon trifilievii* с отходящими от них корнями. Один из них был смонтирован и помещен в экспозицию Музея Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (рис. 2).

Данный образец является первой в истории изучения археоптерисовых находкой ствола в органической связи с корнями. При поверхностном рассмотрении он ничем не отличается от пней современных древесных растений и резко отличается от придаточной корневой системы папоротников. Корневая система не является распростертой, как, например, у древовидных каменноугольных растений, обитавших на заболоченных субстратах, а корни направлены вниз. Это свидетельствует о произрастании археоптерисовых на более сухих и скорее возвышенных участках рельефа, что подтверждается и характером захоронения древесин — они погребены в вулканических пеплах, осажденных в водоем, по берегам которого рос археоптерис. Никаких признаков того, что древесины принесены речными водами, нет.

Ветвление корней очень примитивного типа. Первое деление корня было, по-видимому, равнодихотомическим за счет бифуркации верхушечной меристемы первичного корня зародыша. Один дочерний корень первого порядка (на рис. 2 справа) разветвлен анизотомически, в результате чего образовались два почти равноценных по диаметру и внешней форме корня, правда, обломанных и сильно окатанных в процессе захоронения. Никаких признаков ветвления в верхней части этих дочерних корней нет, хотя можно предположить, что ниже повторная (возможно, многократная) дихотомия могла иметь место. Другой дочерний корень (на рис. 2 слева) претерпел равнодихотомическое ветвление, однако его дочерние ветви (второго порядка) по крайней мере в 2 раза толще, чем с другой стороны, и в основании несут по небольшому, также окатанному ответвлению, каждое из которых направлено вниз (на рис. 2 видно одно из них слева). По-видимому, здесь имеет место дихоподиальное ветвление с перевершиниванием одной из дочерних ветвей, хотя при поверхностном взгляде оно сходно с симподиальным ветвлением. Третий корень, по-видимому, боковой и отходящий выше первой развилки корневой системы археоптериса, был утерян в процессе выветривания пород и выборки его из обнажения.

Несмотря на примитивное ветвление, корневая система является высокоспециализированной. Она представлена пикноксилическими осями, состоящими, как и стволы, из плотной древесины с очень незначительным развитием паренхимных тканей, которые представлены только древесинными лучами. Поровость трахеид древесины ствола и корней точечная, но в отличие от аневрофитовых и голосеменных округлые окаймленные поры располагаются не по всей радиальной стенке трахеиды, а группами от 3 до 22 пор в группе, а в пределах группы — рядами от 1 до 4 в зависимости от диаметра трахеиды.

Настоящие кольца прироста в древесине корней, как и стволов, отсутствуют, что, вероятно, условно может рассматриваться как свидетельство того, что не было ритмических колебаний климата. У них имеются лишь зоны временного замедления деятельности камбия, которые не охватывают всего диаметра ствола или корня, а распространяются на небольшие участки оси. У древесин *C. timanicum* Zal. (Lemoigne e. a., 1983), собранных А. Л. Юриной в позднем девоне Тимана, настоящие кольца прироста имеются, что, по-видимому, свидетельствует о наличии сезонных колебаний климата, таким образом существенно отличного от наблюдавшегося на территории Донецкого бассейна. Важно подчеркнуть, что древесные растения позднего девона были способны к ритмической регуляции деятельности камбия (Chaloner, Creber, 1973), однако, как показали исследования по физиологии древесных растений, ритм их роста отнюдь не находится в прямой зависимости от внешней обстановки (Сабинин, 1963).

В непосредственном контакте, хотя и не в органической связи с описанным пнем найдены тонкие стебли *Caracuboxylon bakhasuense* Zalessky, поровость древесины которого также калликсилоидного (термин предлагается автором настоящей статьи, см.: Lemoigne e. a., 1983) типа. Как было показано ранее (Снигиревская, 1982), безлистные стебли этого вида с тетрархными листовыми следами идентичны *Archaeopteris archetypus*. На основании описанной находки корневой системы и строения вегетативных и спороносных побегов *A. archetypus* предложена схематическая реконструкция его внешнего вида (рис. 3).

Известно, что в истории растительного мира Земли археоптерисовые были первыми древесными растениями. Обнаруженная у них корневая система пикноксилического типа, неизвестная у других девонских растений, по-видимому, является принадлежностью древесной жизненной формы, впервые появившейся в эволюции высших растений именно у археоптерисовых.

Необходимым условием возникновения жизненной формы дерева является длительное функционирование апикальных и латеральных меристем, которое определяется сложным комплексом фитогормонов (Яценко-Хмелевский, 1961). По словам А. А. Яценко-Хмелевского (1978 : 22), жизненная форма дерева определяется «высочайшей физиолого-биохимической организацией», которая таким образом была достигнута высшими растениями свыше 300 млн. лет назад. Возникновение фанерофита (Raunkiaer, 1934) и именно древесного растения с высоко поднятыми над поверхностью почвы верхушками побегов и органами спороношения, а также пикноксилической организацией осей в значительной степени было определено комплексом почвенно-климатических условий, в которых оказались высшие растения после их массового выхода на сушу. Новая жизненная форма, по-видимому, наиболее соответствовала условиям наземного существования растений в гумидном климате позднего девона. Известно, что пикноксилические осевые органы отличаются наиболее длительным жизненным циклом и наименьшей зависимостью от неблагоприятных воздействий (Серебряков, 1962). Они обеспечивали археоптерисовым оптимальные условия закрепления в почве и активного проведения воды с растворенными в ней минеральными солями в высокоподнятую крону с достаточно большой глубины.

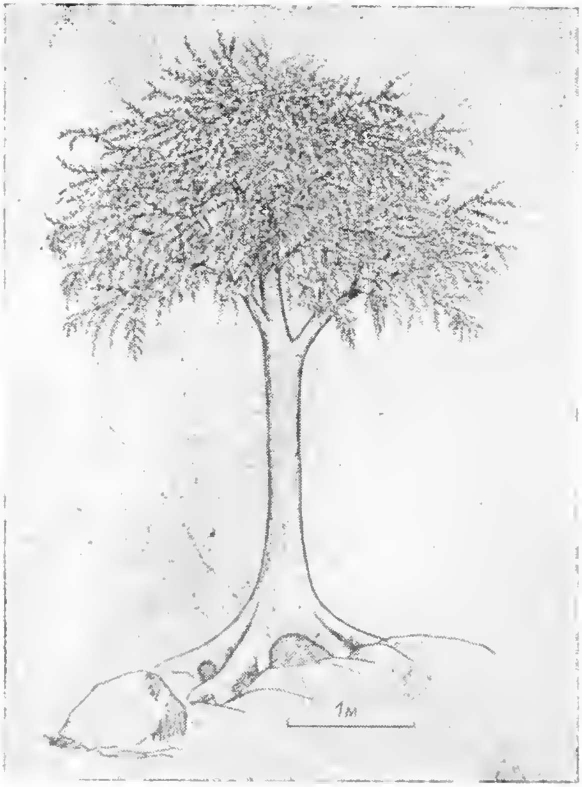


Рис. 3. Схематическая реконструкция *Archaeopteris archetypus*.

Благодаря большой пластичности и потенциальной способности к возобновлению и расселению древесные археоптерисовые за относительно короткое (в геологическом смысле) время стали главным компонентом флор позднего девона. Отпечатки или окаменелости археоптерисовых известны практически во всех позднедевонских флорах земного шара (Beck, 1981). Как показывают находки, они были лесными растениями и, по-видимому, составляли первый ярус лесов, являясь эдификаторами лесной растительности морских побережий, в том числе островов вулканического происхождения, каким, например, был в позднем девоне Донбасс.

Будучи первыми древесными растениями Земли, археоптерисовые сыграли решающую роль в формировании растительного покрова суши. Они были образователями нового типа ландшафтов. Их мощная корневая система существенным образом преобразовывала характер субстрата, разрушая его и вынося на поверхность богатый комплекс минеральных солей. Их древесная организация обеспечивала накопление огромной биомассы, которая, вступая в круговорот, была основой для установления новых трофических связей в системе взаимоотношений растений и микроорганизмов, а соответственно — для формирования почвенного покрова суши.

В истории Земли после археоптерисовых пикноксилические стволы с точечной поровостью трахеид отмечены затем у древесных голосеменных карбона. Однако, учитывая принципиально различный характер их репродуктивных структур и находки семян голосеменных в отложениях, одновозрастных с археоптерисовыми (Gillespie e. a., 1981), а также высокий уровень специализации последних (Тахтаджян, 1978), представляется малоубедительным рассмотрение археоптерисовых как непосредственных предков голосеменных. Кажется более правомерным полагать, что точечная поровость элементов ксилемы возникла как атрибут пикноксилической организации осевых органов и ее появление у девонских аневрофитовых и археоптерисовых и голосеменных карбона, по-видимому, следует рассматривать как результат конвергенции, а не как свидетельство их родственных связей. Археоптерисовые скорее были слепой линией эволюции, первой попыткой создания наиболее пластичной жизненной формы — дерева — в ходе освоения обширных пространств области водоразделов.

Задача настоящей статьи привлечь внимание палеоботаников к методике послойных расчисток и препарирования палеозойских и мезозойских растений, в том числе древесин, непосредственно в обнажении по мере их выборки. Как показывает приведенный пример, это дает в руки исследователя благодатный материал для реконструкции как внешней морфологии вымерших растений, так и условий их захоронения и произрастания. Можно быть уверенными, что применение этой методики в других точках земного шара, в том числе в местонахождениях археоптерисовых в США, приведет к новым открытиям и позволит с наибольшей достоверностью восстановить облик растений этой загадочной группы.

Автор признателен И. А. Грудзинской за ряд полезных советов в процессе подготовки статьи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Ананьев А. Р. Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1959. 90 с. — *Ищенко Т. А.* Девонская флора Большого Донбасса. Киев: Наук. думка, 1965. 118 с. — *Лепехина В. Г.* Новая находка древесины кордаитовых в верхнем палеозое Казахстана. — Палеонт. журн., 1963, № 4, с. 101—109. — *Навик Е. О.* Каменноугольная флора европейской части СССР. — Палеонтология СССР, нов. сер., т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1952, 468 с. — *Петросян Н. М.* Этапы развития девонской флоры Тувы и их значение для стратиграфии: Авт. дис. . . . канд. геол.-мин. наук. Л., 1967. 28 с. — *Сабинин Д. А.* Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с. — *Сенкевич М. А.* Ископаемые растения верхнего девона Тимана. — Палеонт. сб., 1960, т. 3, с. 108—123. — *Сенкевич М. А.* Описание флоры девона Казахстана. — В кн.: Матер. по геол. и полезн. иск. Казахстана, вып. 1 (26). М.: Госгеолтехиздат, 1961, с. 115—211. — *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с. — *Снигиревская Н. С. Takhtajanodoxa* Snig. — новое звено в эволюции плауновидных.— В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 45—53. — *Снигиревская Н. С.* Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1237—1243. — *Тахтаджян А. Л.* Высшие растения, ч. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение голосеменных. — В кн.: Жизнь растений, т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 261—262. — *Юрина А. Л.* Девонская флора Центрального Казахстана. М.: Изд-во МГУ, 1969. 208 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Краткий курс анатомии растений. М.: Высшая школа, 1961. 282 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Эволюция проводящих клеток и тканей. — В кн.: Жизнь растений, т. 4. М.: Просвещение, 1978, с. 15—27. — *Beck C. B.* The identity of *Archaeopteris* and *Callixylon.* — Brittonia, 1960a, vol. 12, p. 351—368. — *Beck C. B.* Connection between *Archaeopteris* and *Callixylon.* — Science, 1960b, vol. 131, N 3412, p. 1524—1525. — *Beck C. B.* Reconstruction of *Archaeopteris* and further considerations of its phylogenetic position. — Amer. J. Bot., 1962a, vol. 49, N 4, p. 373—382. —*Beck C. B.* Plants of the New Albany shale. II. *Callixylon arnaldii* sp. nov. — Brittonia, 1962b, vol. 14, N 4, p. 322—327. — *Beck C. B.* Predominance of *Archaeopteris* in Upper Devonian flora of Western Catskills and adjacent Pennsylvania. — Bot. Gaz., 1964a, vol. 125, N 2, p. 126—128. — *Beck C. B.* The woody fern-like trees of the Devonian. — Mem. Torrey Bot. Club, 1964b, vol. 21, p. 26—37. — *Beck C. B.* The appearance of gymnospermous structure. — Biol. Rev., 1970, vol. 45, p. 379—400. — *Beck C. B.* On the anatomy and morphology of lateral brunch systems of *Archaeopteris.* — Amer. J. Bot., 1971, vol. 58, N 8, p. 758—784. — *Beck C. B.* Current status of the *Progymnospermopsida.* — Rev. Palaeobot. a. Palyn., 1976, vol. 21, p. 5—23. — *Beck C. B.* The primary vascular system of *Callixylan.* — Rev. Palaeobot. a. Palyn., 1978, vol. 28, p. 103—115. — *Beck C. B. Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. — In: Niklas K. J. (ed.). Paleobotany, paleoecology and evolution, vol. 1. N. Y.: Praeger Publischers, 1981, p. 193—230. — *Bonama P. M.* The *Progymnospermopsida*: building a concept. — Taxon, 1975, vol. 24, N 5—6, p. 569—579. — *Carluccia L. M., Hueber F. M., Banks H. P. Archaeopteris macilenta*, anatomy and morphology of its frond. — Amer. J. Bot., 1966, vol. 53, N 7, p. 719—730. — *Chalaner W. G., Creber G. T.* Growth rings in fossil woods as evidence of past climate. — In: Implications of continental drift to the Earth sciences. Ed. D. H. Tarling, S. K. Runcorn, London: Acad. Press., 1973, p. 425—437. — *Gillespie W. H., Rothwell G. W.* The earliest seeds. — Nature, 1981, vol. 293, N 5832, p. 462—464. — *Iurina A. L., Lemoigne I.* Sur la présence du *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland 1814, en Kazakhstan (U.R.S.S.) au Dévonien Supérieur. — Palaeontographica, 1979, Bd 170, Abt. B. S. 1—9. — *Lemoigne I., Iurina A., Snigirevskaya N.* Revision du genre *Callixylan* Zalessky 1911 (*Archaeopteris*) du Devonien. — Palaeontographica, 1983, Bd 186, Abt. B, S. 81—120. — *Namboodiri K. K., Beck C. B.* A comarative study of the primary vascular system of Conifers. III. Stelar evolution in Gymnosperms. — Amer. J. Bot., 1968, vol. 55, N 4, p. 464—472. — *Phillips T. L., Andrews H. N., Gensel P. G.* The heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia. — Palaeontographica, 1972, Bd 139, Abt. B, S. 47—71. — *Raunkiaer C.* The life forms of plants and statistical-plant geography. Oxford: Clarenson Press., 1934. 632 p. — *Scheckler S. E.* Ontogeny of progymnosperms. II. Shoots of Upper Devonian *Archaeopteridales.* — Canad. J. Bot., 1978, vol. 56, p. 3136—3170. — *Schmid R.* Electron mycroscopy of wood of *Callixylon* and *Cordaites.* — Amer. J. Bot., 1967, vol. 54, N 7, p. 720—729. — *Zalessky M. D.* Communication preliminaire. Sur un nouveau *Dadoxylon* à fosciaux de bois primaire autour de la moelle, provenant Dévonian supérieur du Bassin du Donetz. — Bul. Acad. Sci. Pétersb. Sci. Phys.-Math., 1909, ser. 4, t. 3, p. 1175—1178.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 14 VII 1983.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92(47+57) : 581.84

ВАЛИДА ХАЗБУЛАТОВНА ТУТАЮК
(23 IX 1914—12 XI 1980)

V. D. GADJIEV, V. SH. KULIYEV. VALIDA KHAZBULATOVNA TUTAYUK
(23 IX 1914—12 XI 1980)

12 XI 1980 г. скончалась доктор биологических наук, профессор, заслуженный деятель наук Азербайджанской ССР, заведующая кафедрой ботаники Азербайджанского сельскохозяйственного института им. С. Агамалиоглы, академик Академии наук АзССР Валида Хазбулатовна Тутаюк.

Видный ботаник, популярный морфолог широкого профиля, дендролог, умелый организатор, педагог, первая азербайджанка академик АН АзССР — В. Х. Тутаюк родилась в 1914 г. в г. Шуше в семье лесничего. Отец, 31 год проработавший в лесном хозяйстве Азербайджана, привил дочери любовь к природе. Мать — одна из первых учительниц-азербайджанок, сбросивших чадру в первые годы Советской власти.

В 1930 г. В. Х. была одной из трех девушек-азербайджанок, окончивших девятилетнюю среднюю школу в г. Шуше. В 1931 г. она поступила в Азербайджанский сельскохозяйственный институт на факультет садоводства и огородничества.

Любознательная и способная студентка со второго курса начала работать под руководством профессора С. В. Краинского — крупного специалиста в области плодоводства и прикладной ботаники. Краинский привлекал В. Х. к работе почти во всех проводимых в это время экспедициях. Особенно плодотворной оказалась экспедиция, организованная Закавказской федерацией в Шеки-Закатальскую зону, для обследования местного ассортимента плодовых насаждений. Бригаде, в которой В. Х. была бригадиром, было поручено самостоятельное обследование садов некоторых населенных пунктов. Совместно с Краинским В. Х. обработала материал по орехоплодным и описала до 100 сортов грецкого ореха и фундука; это была ее первая научная работа.

В 1932 г. В. Х. поступила на кафедру садоводства препаратором, совмещая свою трудовую деятельность с учебой в институте.

В 1934 г. по окончании института В. Х. была оставлена аспиранткой на кафедре садоводства у Краинского, а впоследствии откомандирована в Тимирязевскую сельскохозяйственную академию. Академик Н. М. Жуковский принял во внимание интересы молодого исследователя к декоративному садоводству и предложил заняться махровоцветущими растениями и главным образом их удивительным органом — махровым цветком, который очень высоко ценится в декоративном садоводстве. С выбором темы кандидатской диссертации «Природа махровости у левкоев» определилось главное направление научной деятельности В. Х. На этом объекте В. Х. удалось обнаружить формирование пыльцевых гнезд с пыльцой внутри лепестков у внешне стерильных махровых цветков левкоя. Махровость у левкоев наследуется через немахровые экземпляры, в семенном потомстве которых имеется определенное число махровых и немахровых растений, махровоцветущие экземпляры бесплодны. Сообщение об этом было помещено в «Докладах АН СССР», причем первая публикация В. Х. была особенно интересна тем, что была представлена академиком Н. И. Вавиловым.[1] В диссертации основное внимание уделялось цитологическому изучению махрово- и немахровоцветущих форм левкоев и скрещиванию левкоев с разнообразными колерами. Диссертация была защищена в 1939 г. в Москве в Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева.

После завершения аспирантуры В. Х. возвратилась в Азербайджанский сельскохозяйственный институт и с 1939 г. заведовала кафедрой ботаники, продолжая дальнейшие исследования махровых цветков у представителей покрытосеменных растений различных зон СССР. Она изучала анатомо-морфологические особенности и главным образом аномальный эмбриогенез в махровых цветках. Материалы по исследованию махровых цветков были обобщены в докторской диссертации «Эмбриология махровых цветков», защищенной в мае 1949 г. в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в г. Ленинграде. В. Х. была первой женщиной-азербайджанкой, ставшей в 35 лет доктором биологических наук; в 1968 г. она была избрана академиком АН АзССР. В. Х. продолжала исследования нормальных и аномальных структур в цветке у различных покрытосеменных растений. Итоги 25-летних исследований махровых цветков были обобщены в монографии «Строение махровых цветков». Богатый фактический материал здесь был глубоко проанализирован в связи с вопросами филогении цветка и отчасти филогении цветковых растений. Исследования махровости имеют важное практическое значение. Знание закономерностей проявления махровости дает возможность селекционерам и специалистам садового искусства получать махровоцветущие формы и правильно вести их культуры.

Результаты многолетних исследований были доложены В. Х. на IX Международном ботаническом конгрессе в Канаде (Монреаль) в августе 1959 г.

Научная деятельность В. Х. протекала в двух направлениях: как морфолога широкого профиля (анатомия, гистология, эмбриология и внешняя морфология) и как дендролога — специалиста по декоративному садоводству и озеленению. С 1950 г. она участвовала в целом ряде экспедиций по различным районам республики, целью которых являлось изучение народных традиций в озеленении. Эта работа позволила В. Х. совместно с Л. И. Прилипко и А. Г. Алиевым составить проект районирования Азербайджанской ССР в целях озеленения городов и микрорайонов, определить главные задачи озеленения городов Азербайджанской ССР и также составить план реконструкции озеленения г. Кировабада, проект озеленения парка у мавзолея Низами. Задачам озеленения районных центров и сел нашей республики, расположенных в различных климатических зонах, посвящена монография «Озеленение Азербайджана» (1968).

В. Х. собрала интересный материал по предельному долголетию кавказских пород в культуре и впервые описала такие долголетние деревья, как 3000-летние чинары в Джебраильском р-не, 1500-летний «дилдулу» — чинар в окрестности г. Кировабада, 1500-летний кахский каркас, 1200-летний тасмаллинский дуб из Кахского р-на, 700—800-летние буки из Исмаиллинского р-на, 500—600-летние букилнотки из Шеки. Наиболее интересным разделом исследований В. Х. по дендрологии было изучение формообразования у дубов Азербайджана, а также экологии, географии, анатомо-морфологических и общебиологических особенностей дубов. Материалы этих исследований были частично опубликованы в виде статей.

Еще на раннем этапе своей деятельности В. Х. заинтересовалась эндемичной эльдарской сосной, занимающей особое место среди вечнозеленых южных древесных пород. Она выявила целый ряд существенных биологических особенностей, придающих сосне устойчивость к жаре и засухе.

Целенаправленные анатомические и морфологические исследования растений в Азербайджанской ССР начались в Институте ботаники в 1958 г., со дня организации в нем лаборатории анатомии и морфологии растений. Этой лабораторией с момента ее создания по 1974 г. руководила В. Х. Наряду с проведением исследований лаборатория подготовила учебные пособия по анатомии и морфологии растений. Так, в 1967 г. выходит из печати капитальный теоретический курс «Анатомия и морфология растений» (на азерб. яз. Баку: Маариф); в 1972 г. книга была переиздана в Москве на русском языке. Лаборатория тесно сотрудничала с лабораторией анатомии растений БИНа, которой руководил В. Г. Александров. Совместными усилиями исследовали структурные изменения хлоропластов в неассимилирующих органах древесных растений, изучали хлоропласты у самых различных лесных древесных пород, а также у некоторых плодовых деревьев во все сезоны года. Особенно интересные данные были получены при сравнительных исследованиях плодовых и ростовых побегов у плодовых растений, показывающих противоположные структурные изменения как по различным сезонам, так и по фазам развития.

---

[1] Подробная библиография работ В. Х. Тутаюк приведена в книге: Тутаюк В. Х. Библиография. Баку: Элм, 1978.

Богатый материал был получен лабораторией в результате анатомического исследования водно-болотных растений западной части Азербайджана: водные растения Мингечаурского моря, различных бассейнов, принадлежащих колхозам Таузского и Казахского р-нов. Было установлено множество структур, характерных для водных растений, многие из которых описаны впервые; проводились морфолого-анатомические и карпологические исследования дикорастущих экземпляров из гирканских лесов Талыша и интродуцированных растений тех же пород с Апшерона. Прослеживались пути приспособления к засушливому и жаркому климату Апшерона древесных древнетретичных реликтовых пород из влажных лесов Талыша. Одним из интересных вопросов, разработанных В. Х., было изучение путей приспособления древнетретичных древесных реликтов Талыша к условиям четвертичного периода.

Среди кариологических исследований интерес представили цитологические анализы полиплоидных форм шелковицы и анатомической структуры листового аппарата у 19 полиплоидных форм этого растения. Были даны рецепты по установлению кормовых качеств листа шелковицы по анатомическим признакам.

В 1974 г. В. Х. завершила работу по исследованию устьичного аппарата и формированию устьиц у испанского дрока и ретамы.

В. Х. сочетала научную деятельность с общественной работой: неоднократно избиралась депутатом Кировабадского городского Совета народных депутатов, членом партбюро парторганизации АзСХИ, членом районного комитета КП Азербайджана; на XXI и XXII съездах КП Азербайджанской ССР она избиралась членом ЦК КП Азербайджана.

По инициативе В. Х. в г. Кировабаде было учреждено Кировабадское отделение Всесоюзного ботанического общества (ВБО), и она была избрана его председателем. Позже ее избрали председателем Бакинского отделения БО, председателем Кировабадского отделения общества охраны природы республики.

В. Х. была активным членом общества «Знание». За пропаганду знаний среди трудящихся она была награждена Грамотой Центрального правления Всесоюзного общества по распространению политических и научных знаний СССР. Неоднократно избиралась членом президиума и правления республиканского и кировабадского отделения общества «Знание».

В. Х. с 1939 по 1957 г. и с 1962 г. до последних дней жизни заведовала кафедрой ботаники АзСХИ им. С. Агамалиоглы. С 1951 по 1954 г. она была деканом лесохозяйственного факультета, позже — заместителем директора по научной части. Кроме того, она с 1957 по 1962 г. была директором Института ботаники им. В. Л. Комарова АН Азербайджанской ССР.

В. Х. опубликовала свыше 130 научных работ, среди них — 6 учебников и 6 монографий, подготовила 16 кандидатов наук.

Плодотворная научно-исследовательская и общественная деятельность В. Х. была высоко оценена правительством. Она была награждена орденами «Знак Почета», «Октябрьской Революции» и медалями. В сентябре 1974 г. Верховным Советом Азербайджанской ССР ей было присвоено звание заслуженного деятеля науки Азербайджанской ССР.

В. Х. была активным коммунистом, отдавшим всю свою силу и энергию служению Родине.

В. Х. была не только крупным ученым, всю жизнь посвятившим служению науки, специалистом анатомо-морфологом, дендрологом, но и исключительно доброжелательным, чрезвычайно скромным и отзывчивым человеком, всегда старавшимся помочь делом и добрым советом, умело сочетавшим свою научную работу с общественной деятельностью.

Жизнь Валиды Хазбулатовны Тутаюк является ярким примером для молодых научных работников, и память о ней сохранится в сердцах ботаников и людей, работавших или встречавшихся с нею.

В. Д. Гаджиев, В. Ш. Кулиев.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку,
Азербайджанский сельскохозяйственный институт,
Кировабад.

Получено 7 VII 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941.002.09. 631.415.7 : 631.526

Д. Д. Брежнев, О. Н. Коровина. Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. — Л.: Колос, 1981, 375 с., 78 рис. Т. 5000. Ц. 1 р. 90 к.

I. T. VASSILCHENKO. *D. D. BREZHNEV, O. N. KOROVINA.* WILD ALLIES OF CULTIVATED PLANTS IN THE USSR FLORA. 1981

Дикая флора с незапамятных времен служила человеку источником многих полезных, а позднее и культурных растений. Древние земледельцы вывели методами народной селекции многие формы культурных растений, немало которых и до наших дней используются в современном земледелии.

И в настоящее время важной задачей является получение новых родов, видов и форм культурных растений, имеющих не только вкусовое или пищевое значение. но и обогащенных витаминами и другими физиологически активными веществами, а также применяемых в качестве гигиенических, а подчас и лечебных средств. Кроме того, необходимо улучшение уже существующих в культуре форм растений — увеличение их продуктивности, усиление холодостойкости, иммунитета по отношению к вредителям и болезням и т. д. Поэтому ботаники, растениеводы и селекционеры часто обращаются к богатейшему генофонду дикой флоры, в составе которой много сородичей культурных растений. Это, в частности, было весьма ясно показано на IX конгрессе Европейской научной ассоциации по селекции растений, проходившем в Ленинграде 16—20 IX 1980.

Однако в настоящее время биологи с тревогой замечают, что казавшийся неисчерпаемым генофонд дикой флоры обнаруживает явные признаки оскудения и нуждается в срочной организации действенной охраны. Приведем лишь немногие примеры: за последнее время (по данным на 1961 г. — Михайлова, 1961) площадь замечательных ореховых лесов Южной Киргизии (о необходимости охраны которых имеется много высказываний) уменьшилась на 37%! И деградация этих лесов продолжается исключительно под антропогенным воздействием. В угрожаемом состоянии находятся замечательные арчевые леса, о чем в 1982 г. ставился вопрос на страницах газеты «Правда» (см. статью О. Латифи «Арча хранит горы» — 13 V 1982).

Во «Введении» рецензируемой книги говорится: «Интенсивное освоение площадей, строительство новых городов, поселков, промышленных сооружений и связанное с таким техническим прогрессом загрязнение биосферы может привести к резкому сокращению ареалов диких сородичей культурных растений и даже к исчезновению их» (с. 3). Ниже (с. 4) читаем: «Авторы поставили перед собой задачу дать перечень и краткое описание диких сородичей культурных растений, которые широко использовались в прошлом, применяются в настоящее время и станут неоценимым исходным материалом в селекции будущего».

В книге приведены сведения, взятые из многочисленных литературных источников и собственные о 609 видах — диких сородичах культурных растений, а также об их подвидах и разновидностях, которые тщательно учтены составителями, что имеет важное значение для организации охраны и рационального использования диких сородичей. А. А. Гроссгейм (1949 : 241), например, указывая на большое формовое разнообразие груши кавказской *Pyrus caucasica* Fed., писал, что «для целей селекции и гибридизации далеко не безразлично, с какой из этих многочисленных форм иметь дело. . ., работать просто с видом *Pyrus caucasica* нельзя, нужно работать с вполне определенными внутривидовыми формами этого вида, реально существующими в природе». Вопрос о внутривидовых формах (в широком смысле этого слова) был также рассмотрен мною (Васильченко, 1958) и многими другими исследователями (см. Скворцов, 1974). Но необходимо отметить, что авторы рецензируемой книги критически не проанализировали упоминаемые ими внутривидовые формы. Они стремились лишь документально воспроизвести сведения, приводимые теми или иными исследователями, которые описывали или просто указывали различные внутривидовые формы. И это является правильным. Для каждого рода дана справка об общем числе его видов и об их народнохозяйственном значении. Далее следуют названия видов (с важнейшими синонимами), краткое описание каждого вида, географическое распространение; последнее, к сожалению, показано частично по административным единицам, частично — по географическим или даже по отдельным урочищам, долинам рек и т. п. Приведены сведения по экологии каждого вида и более подробно охарактеризовано его практическое значение. Список литературы содержит 89 названий; по моему мнению, список нужно значительно пополнить. Указатели составлены довольно тщательно. Книга издана на хорошей бумаге в красивом прочном переплете, с хорошим подбором шрифтов.

Отмеченные недостатки нисколько не умаляют хорошие впечатления от книги Д. Д. Брежнева и О. Н. Коровиной: эта книга является сводным руководством по диким сородичам культурных растений.

Сделан важный шаг на пути широкого использования в практике земледелия диких сородичей культурных растений. Но впереди с этими растениями предстоит еще большая работа:

1) необходимо завершить их инвентаризацию — критически пересмотреть и пополнить их видовой состав;

2) уточнить их географическое распространение и экологию с составлением точечных карт их ареалов, дать детальную характеристику этих ареалов;

3) выяснить, какие из них произрастают на охраняемых территориях (в заповедниках, заказниках) и какие — вне этих территорий. Определить в последнем случае надежные меры охраны;

4) организовать (в избранных пунктах) экспериментальное изучение сородичей и их внутривидовых форм по особой программе — в целях определения путей их использования в практике селекционной и опытной работы;

5) организовать издание научных и научно-популярных книг по охране и использованию диких сородичей культурных растений — региональных и общесоюзных;

6) провести в ближайшее время совещание по проблеме диких сородичей культурных растений.

Насколько нам известно, работа с дикими сородичами культурных растений в общесоюзном масштабе в настоящее время проводится в ВИРе и в Институте охраны природы и заповедного дела МСХ СССР. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР и Всесоюзное ботаническое общество также не стоят в стороне от этого большого дела. Реализация этого плана, естественно, станет возможной при широком участии соответствующих специалистов областей, краев и республик СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Васильченко И. Т. К вопросу о внутривидовых категориях. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 1958, вып. 12, с. 132—166. — *Гроссгейм А. А.* Основные задачи ботанической науки. — Бот. журн., 1949, т. 44, № 3, с. 233—244. — *Михайлова Е. В.* Ореховые леса Средней Азии и лесокультурные работы по их восстановлению. — Тр. Ташк. гос. унив., 1961, вып. 157, с. 216—223. — *Редкие* и исчезающие виды флоры СССР. 2-е изд. / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1981. 262 с. — *Скворцов А. К.* Внутривидовые единицы в ботанической систематике. — Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР, 1974, вып. 90, с. 46—50. — *IX Конгресс* «ЕУКАРПИЯ». Генетические ресурсы и селекция растений на устойчивость. — Всесоюзн. ин-т растениевод., 1980. 80 с.

И. Т. Васильченко.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 20 I 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (075.8) Бот. журн., т. 69, № 5

П. М. Жуковский. Ботаника. — М.: Колос, 1982. Ц. 2 р. 40 к. Т. 50 000.

P. B. RASKATOV. *P. M. ZHUKOVSKY.* BOTANY. 1982.

В отечественной ботанической литературе учебник П. М. Жуковского «Ботаника» занимает особое место: созданный впервые в 1938 г., он на протяжении 40 с небольшим лет выдержал 5 изданий, причем каждое новое издание выпускалось в свет переработанным и дополненным. Последнее издание, вышедшее в 1982 г. уже после смерти автора, подготовлено к печати А. И. Атабековой и Е. И. Бурдоновым.

Учебник предназначен для студентов агрономических специальностей сельскохозяйственных вузов, но используется в высших учебных заведениях и иного профиля. За указанный период учебники ботаники для агрономов издавались и некоторыми другими авторами, однако победителем в этом негласном соревновании все же, как показывает время, вышел учебник П. М. Жуковского.

Все издания, исключая, по моему мнению, первое, представляют собою капитальные руководства, охватывающие все разделы общего курса ботаники и вполне удовлетворяющие научным и дидактическим требованиям. Переработка и дополнения каждого нового издания лишь способствовали их улучшению благодаря, в частности, включению новейших данных или представлений в той или иной области науки. Я не ставлю перед собою задачу проследить за эволюцией содержания всех изданий, хотя она и не лишена определенного интереса. Мне представляется необходимым дать оценку последнему изданию, причем сделать это, очевидно, наиболее целесообразно путем сопоставления его с предыдущим.

Оговоримся, что из 7 глав учебника я рассматриваю в данной рецензии лишь первые 4 главы, так как для оценки глав «Систематика растений», «Классификация покрытосеменных» и «Элементы ботанической географии» не считаю себя достаточно компетентным в этих разделах науки. Однако на отдельных вопросах, касающихся репродуктивных органов цветковых растений, а также излагаемых в главе «Систематика растений», я все же остановлюсь.

Значительный прогресс в области ботанических знаний, достигнутый в последнее время главным образом благодаря широкому применению ультрамикроскопии, явился вполне естественным основанием для существенной переработки главы I учебника «Растительная клетка». Эта глава подверглась довольно большой перестройке, в частности изменился порядок изложения отдельных вопросов, а некоторые разделы оказались написанными по существу заново. Последнее в первую очередь относится к разделу о цитоплазме.

Известно, что использование новых методов исследования клетки привело к пересмотру самого понятия «цитоплазма». Очень показательно, что еще в предыдущем издании цитоплазма рассматривалась как органоид протопласта, такой же, как ядро, пластиды, митохондрии и микросомы. В новом издании обособленно от цитоплазмы рассматривается лишь ядро, сама же цитоплазма признается неоднородной: «В ее состав входят мембранные образования — пластиды, митохондрии и вакуолярная система (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, лизосомы, сферосомы, вакуоли), а также немембранные — рибосомы, микротрубочки и микрофиламенты» (с. 26). Однако принятая в главе рубрикация такую соподчиненность понятий не отражает. Здесь как самостоятельные и равноправные подразделы существуют следующие — «Цитоплазма», «Плазмалемма», «Вакуолярная система» (с выделением пунктов «эндоплазматическая сеть», «аппарат Гольджи», «лизосомы» и «сферосомы»), далее такими же рубриками по рангу, равными «Цитоплазме», выделены «Митохондрии» и «Пластиды». Иными словами, принятая в новом издании рубрикация главы вступает в очевидное противоречие с ее содержанием, что значительно усложняет усвоение материала студентами.

Ряд трудностей ожидает читателя при изучении раздела о клеточной оболочке. Нужно сказать, что текст раздела «Клеточная оболочка» содержал в предыдущем издании ряд неточностей и поэтому, естественно, нуждался в переработке и подвергся ей. Однако при этом одни неточности были заменены другими. Цитируем новую редакцию: «У меристематических и интенсивно растущих клеток оболочка их представляет собой эластичную мембрану, способную легко растягиваться. Эта тонкая оболочка (0.5—1 мкм) состоит из трех слоев: центральной — срединной пластинки, состоящей из межклеточного вещества (аморфного матрикса), и двух периферических — первичных оболочек, образованных пектиновыми соединениями; они очень тонки и бедны целлюлозой» (с. 44). Такое определение оболочки следует признать очень неудачным. У неподготовленного читателя может сложиться впечатление, что оболочка каждой клетки имеет две первичные оболочки, ведь не указывается, что речь идет о структуре, возникающей в месте контакта двух смежных клеток. П. М. Жуковский тоже дал похожее определение: «Клеточная оболочка состоит фактически из трех слоев; средний из них — межклеточное вещество» (с. 56), но он же далее четко указал, что «других два слоя ... принадлежат каждый соответственно двум дочерним клеткам, составляя их собственные первичные оболочки» (там же). Ясно, что при переработке текста нужно было на это обратить внимание.

Нельзя, наконец, согласиться с тем, что оболочка названа мембраной, так как оболочке не присущи ни структурные, ни физические свойства рядом расположенных мембран цитоплазмы и ее органелл.

К сожалению, рис. 5, предназначенный дополнить и разъяснить сказанное в тексте о строении оболочки, этих функций не выполняет. Дело в том, что в новое издание перенесена очень небрежно выполненная схема строения оболочек клеток. Даже при самом внимательном рассмотрении рисунка невозможно увидеть на поперечном срезе клетки наружный слой вторичной оболочки, а на продольном — понять, почему одна из двух смежных клеток соприкасается с межклеточным веществом первичной оболочкой, а другая — внешним слоем вторичной. Это тем более досадно, что в оригинале, откуда была первоначально заимствована схема, все изображено и обозначено абсолютно четко.

Наряду с отмеченными промахами, допущенными при переработке главы I, необходимо отметить и ряд несомненных достоинств. Атабекова, перерабатывая главу, поступила совершенно правильно, включив понятия о про- и эукариотических клетках, дополнив и уточнив характеристики тех или иных структур. Очень удачен, с нашей точки зрения, перенос материала о мейозе из главы IV («Способы размножения растений») в главу I, где он излагается непосредственно вслед за материалом о митозе, т. е. рассматривается как один из типов размножения клетки. При этом само содержание вопроса существенно и успешно переработано.

Следует признать правильным, что в новом издании ряд второстепенных или лишних деталей прежнего текста опущен. Так, исключено описание разных типов микроскопов, что уместно, конечно, в лабораторном практикуме, но не в учебнике; исключены как хорошо известные студентам из других курсов сведения об изотопах и изотопном методе; совсем исключен раздел «Рост и развитие растения», значительно сокращен материал о фотосинтезе, что, очевидно, сделано с учетом детального освещения этого материала в курсе физиологии растений. С этим следует согласиться, но одновременно отметить, что в ряде других случаев аналогичный подход авторы, к сожалению, не применили. Чисто физиологическими данными, включая цифровые таблицы, отягощены разделы «Условия прорастания семян», «Морфология проростков». Как и в прежнем издании, часть материала дана петитом, причем в последнем издании петит используется реже, что не всегда, на наш взгляд, оправданно.

Удачно, за редким исключением, пересмотрен перечень иллюстраций, которые, как известно, играют очень ответственную роль в учебном руководстве. Некоторые рисунки без какого-либо ущерба изъяты совсем (рис. 9, 43, 45, 59, 106, 108, 110), маловыразительный рис. 81 (поперечный разрез хвои сосны) заменен лучшим (рис. 71 в новом издании), равно как рис. 84 — рис. 74. Вообще замена многих микрофотографий графическими рисунками оказалась безусловно полезной. Даны новые удачные рисунки, например рис. 2, позволяющий хорошо представить себе основные структурные особенности животной и растительной клеток; рис. 3 — ультрамикроскопическое строение различных типов пластид; рис. 78, отлично демонстрирующий пути развития вторичной структуры стебля. И все же с сожалением приходится отметить, что наряду со значительным количеством примеров, свидетельствующих в целом об успешной работе по подготовке нового издания, в нем имеется ряд упущений, одна часть которых связана с недостаточной требовательностью к редакции нового текста, другая — с некритическим отношением к отдельным неправильным положениям прежнего.

В самом начале рецензии мы уже указывали, какую путаницу вносит непродуманная рубрикация раздела «Цитоплазма». К сожалению, недостатками только рубрикации дело не ограничивается. Так, на одной и той же странице можно прочесть, что «Цитоплазма эукариотических клеток по своей структуре неоднородна. В ее состав входят мембранные образования — пластиды, митохондрии» и т. д. (с. 26), а несколькими абзацами ниже говорится, что «Цитоплазма — наименее компактная часть клетки, в то время как мембранные структуры имеют более плотную консистенцию». Только что мембранные образования были частью цитоплазмы, и вот уже они противопоставляются друг другу как части клетки. В переработанном виде материал о химическом составе цитоплазмы начинается словами: «Неорганическими веществами цитоплазмы в основном являются углерод, кислород, водород, азот» (с. 27). До переработки текста они именовались, как и следует, элементами.

Наряду с введением ряда таких неудачных «уточнений» авторы прошли мимо отдельных неточностей, имевшихся в издании 1964 г., и не исправили их. Так, в предыдущем издании при описании эпидермы о кутикуле было сказано: «Кутикула бывает гладкой и трещиноватой. Это очень стойкая ткань; при погребении растительных остатков в природе образуются кутикулярные угли» (с. 75). В новом издании ошибочное утверждение («кутикула — ткань») не изъято, а перенесено в другую главу; теперь это положение слово в слово повторено при описании вторичных изменений клеточной оболочки (с. 47). Сохранено в новом издании и неправильное определение термина «кольцесосудистая древесина». Известно, что так называют древесину, у которой в отличие от рассеянно-сосудистой в пределах одного годичного слоя сосуды имеют значительную разницу просветов в разных частях годичного слоя: просветы большие в весенней части слоя и малые — в летней. В учебнике же на с. 174 дано иное определение, из которого следует, что так нужно называть широкопросветную весеннюю (разрядка моя. — *П. Р.*) древесину. Некритически перенесено в новое издание утверждение, что «в середине лета с изменением внешних условий и в зависимости от роста листьев наступает перерыв в деятельности камбия, чем, вероятно, и объясняется резкая граница между светлой и темной частью годичного кольца» (с. 174). Ведь известно, что какие бы изменения внешних условий ни происходили «в середине лета», в древесине таких видов, как береза, осина, ольха, переход от ранней части годичного слоя к поздней остается постепенным, а у дуба образование широкопросветной весенней древесины быстро, в самый разгар роста листьев, сменяется плотной узкопросветной древесиной. Причины этого явления еще не ясны, и их объяснение, по-видимому, сложнее того, какое приведено в учебнике.

Ряд неточностей нельзя не отметить в той части главы V, которая посвящена классификации плодов. Общеизвестно, что этот раздел морфологии представляет значительные трудности для научной разработки. Нелегко его излагать и в учебнике, если, конечно, отказаться, как это правильно сделал Жуковский, от формально морфологического подхода. Однако этими трудностями нельзя оправдать явные ошибки, которые были допущены автором учебника и не исправлены при подготовке нового издания. Так, следует признать совершенно неудовлетворительным определение плода яблони, которое приведено в учебнике: «У яблони, груши и айвы плод — мясистый сборный тип» (с. 370). Не говоря уже о том, что если отвлечься от определений («мясистый сборный»), то возникает новая форма плода — тип, непонятно, почему плод, образующийся из одного гинецея, оказывается относящимся к числу сборных. Очень спорно утверждение, что «плод граната может быть назван нижней синкарпной сочносемянной ягодой» (с. 370), ведь известно (и это упоминается здесь же тремя строками выше), что околоплодник такого плода не сочный, а кожистый. Неправильность таких наименований плодов, очевидно, сознавалась и самим автором: при характеристике соответствующих семейств указанные плоды именуются иначе — яблоко (с. 461) и гранатина (с. 474).

На с. 336—337 рассматриваются строение и эволюции гинецея, но при этом почему-то используется номенклатура типов плодов, отличная от общепризнанной. Известно, что тип гинецея, образованный несколькими сросшимися карпеллами, называется ценокарпным, в пределах этого типа выделяют группы синкарпных, паракарпных и лизикарпных плодов. Как в предыдущем, так и последнем изданиях учебника, наоборот, ценокарпия рассматривается как частная форма синкарпии. Эта терминологическая несогласованность может показаться несущественной, на самом же деле она неизбежно вызовет недоумение у студента, пользующегося разными учебными руководствами.

Мы уже упоминали о том, что авторы переработки правильно поступили, заменив ряд иллюстраций на более удачные, некоторые изъяли полностью. Нам представляется, что, работая с иллюстрациями, они не сделали еще одного существенно важного шага в повышении дидактической ценности учебника. Жуковский ни в одном из изданий своего учебника не делал в тексте ссылок на рисунки. С нашей точки зрения это не лучший педагогический прием, а судя по тому, что буквально во всех учебных руководствах по ботанике такие ссылки делаются, я, очевидно, не одинок в признании их целесообразности. При подготовке рецензируемого 5-го издания ссылки на рисунки следовало сделать, их отсутствие трудно признать оправданным. В отдельных случаях рисунки помещены не в тех рубриках, где находится относящийся к ним текст. Так, рис. 85 (деление клеток камбия) почему-то помещен в следующей рубрике и отделен от относящегося к нему текста пятью страницами и таким же числом других рисунков. Вероятность, что так неудачно помещенная иллюстрация будет обнаружена и использована читателем, очень невелика. Очень неудачно место рис. 238 и 239. На этих рисунках изображены соответственно плоды земляники и малины, но заверстаны они в рубрику «Соплодия». Это произошло неслучайно: в предыдущем издании плоды обоих растений были по недоразумению названы соплодиями, почему и изображения их находились в этой рубрике. Авторы переработки, обратив внимание на ранее допущенную ошибку, исправили ее, но лишь частично: названия типа плодов изменили, а рисунки оставили на прежнем месте; формально плоды земляники и малины продолжают оставаться иллюстрацией соплодий. Грубый технический брак допущен в рис. 214: подписи даны не в том порядке, в котором размещены и пронумерованы элементы рисунка.

Как видно, мы постепенно перешли к оценке, если так можно выразиться, внешних данных, которые могут показаться мелочами. Нет, поскольку мы говорим об учебнике, каждое даже на первый взгляд незначительное упущение типа простой опечатки приобретает определенное значение, особенно если это касается специальных терминов. К сожалению, в рецензируемом издании опечатки, искажающие терминологию, встречаются в тексте, а список их, необходимый для своевременного исправления, не приложен. Здесь и «фотофторные» бактерии (с. 24), и «пиноцетоз» (с. 29), и «татрады» (с. 66), «скупия» (вместо скумпия); на с. 49 латинское иазвание бумажного дерева дано как *Brussoheta* (с. 112) и т. п. Наряду с опечатками встречаются погрешности, допущенные самими авторами. Так, употребляется неправильный оборот речи: «разграничение веществ цитоплазмы от окружающей ее среды» (с. 28). Трудно понять, что из двух утверждений соответствует истине: «в клеточном соке довольно обычен антохлор, который встречается в цветках . . . желтого мака, георгины, . . . реже в лепестках георгины, львиного зева» (с. 52). Рис. 20 (верхняя половина) подвергся перерисовке, в результате чего простые поры, ради которых он был помещен, целиком исчезли. Дополним перечень ошибок только одним примером. Странная метаморфоза произошла с объемом порядка астроцветных: в предыдущем издании (Жуковский, 1964) сказано, что этот порядок включает более 1000 родов, а число видов «исчисляется цифрой в 15 000—20 000 (и более)» (с. 532). В новом издании признается, что по числу родов и видов порядок астроцветных едва ли не самый значительный, но приводимые затем цифры «(более 200 родов и около 3500 видов)» — с. 493 — этого не подтверждают, а главное резко расходятся с истинным «до 1000 родов и, по-видимому, более 20 000 видов» (Тахтаджян, 1966). Практически такой же объем порядка *Asterales* указан в учебнике В. Г. Хржановского (1982). Мы не случайно назвали именно этот учебник. Дело в том, что он вышел в свет в том же году, что и новое издание учебника П. М. Жуковского (в разных издательствах), и оба они рекомендованы для студентов, обучающихся по одной и той же агрономической специальности. Очевидно, перечень подобных промахов и упущений может быть продолжен, но мы не ставим это своей задачей, полагая, что изложенное выше позволяет сделать некоторые выводы относительно рецензируемого издания.

Учебник Жуковского, по которому основы ботаники изучали многие поколения агрономов, не утратил своей ценности, и его переиздание с этой точки зрения безусловно оправдано. В целом, очевидно, можно признать успешной и работу Атабековой и Бурдонова, взявших на себя труд по пересмотру и дополнению учебника, вышедшего в последний раз 18 лет тому назад. В своей рецензии мы указали на ряд упущений и промахов. По нашему мнению, их могло и не быть. Этому, безусловно, могло бы способствовать обращение к богатому опыту преподавателей ботанических кафедр, использующих данный учебник.

Воронежский лесотехнический институт.

Получено 15 III 1983.

УДК 019.941 : 002.01 : 502.753 (470.1/.25)

Бот. журн., т. 69, № 5

Охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера. Труды Коми филиала АН СССР, № 56. — Сыктывкар : 1982, 137 с. Ц. 55 к. Т. 500.

E. P. MATVEYEVA. (A REVIEW). PROTECTION AND RATIONAL USE OF PLANT RESOURCES OF THE NORTH. 1982

Книга состоит из «Введения» и 14 статей разных авторов.

Во «Введении» (с. 3) сообщается о специфике охраняемых объектов Севера, особенно Среднего Тимана, в условиях интенсивного освоения территории. Говорится о богатых растительных ресурсах, не достаточно рационально используемых, о создании долголетних культурных пастбищ.

Н. И. Непомилуева, А. Н. Лащенкова, Р. Н. Алексеева в статье «Состояние и проблемы охраны растительного покрова на европейском Северо-Востоке» (с. 4—18) пишут о сложности этой проблемы в условиях техногенного влияния на природные объекты при их интенсивном хозяйственном использовании. Охрана генетического фонда растений в заповедниках и заказниках становится весьма актуальной, особенно по отношению к редким и исчезающим ценным видам растений (лекарственным, пищевым, декоративным). Дается краткий обзор современного состояния изученности флоры и растительности, называются виды растений Северо-Востока европейской части СССР, охраняемые на всей территории страны, а также 126 видов Коми АССР и 58 видов Архангельской обл., нуждающихся в местной охране.

В рассматриваемом регионе имеется 2 заповедника — Печоро-Илычский в Коми АССР и Пинежский в Архангельской обл. Первый является единственным значительным по площади эталоном северотаежных горных экосистем, во втором охраняются карстовые ландшафты долины р. Пинеги, а также самый западный массив лиственничников, а на выходах гипса и пермских красноцветах — разнообразная реликтовая флора. Кроме того, в Коми АССР выделено и взято под охрану 33 постоянных лесных, луговых и флористических заказника. В Архангельской обл. имеется заказник «Коряжемская кедровая роща» и взята под охрану реликтовая растительность известняков на р. Пинеге. К заповедникам местного значения отнесен в 1965 г. о. Анзерский из группы Соловецких островов. Имеются еще заказники в охотничьих хозяйствах, а также памятники природы, в том числе кедровники, одиночные кедры, болота разных типов, много ягодных: клюквенных, морошковых и др. Дана схема их размещения на территории Коми АССР. Несмотря на кажущееся благополучие с организацией охраны ботанических объектов, в действительности она недостаточна, так как площадь их невелика и действенная охрана обеспечена лишь в заповедниках. В настоящее время предложен еще ряд объектов для охраны. Ботаники Сыктывкарского государственного университета разрабатывают вопросы рационального использования растительных ресурсов, оптимизации ландшафтов в лесотундре и северной тайге, и также восстановления растительного покрова в районах строительства нефте- и газопроводов. В Коми филиале изучают устойчивость различных типов растительности к рекреационным нагрузкам.

Нельзя не отметить разносторонность подхода авторов к рассматриваемой проблеме в аспекте как охраны, так и рационального использования.

Статья А. Н. Лавренко «Новые флористические находки на Северо-Востоке европейской части СССР» (с. 19—27) посвящена 24 видам растений, найденным автором на границах их ареалов или в изолированных пунктах, удаленных от районов их основного распространения.

Лащенкова и Непомилуева в статье «Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране» (с. 28—36), как бы продолжающей первую статью, характеризуют природные особенности и реликтовые флористические комплексы Среднего Тимана. На Тиманском поднятии в течение почти 170 тыс. лет почвенный и растительный покровы не подвергались оледенению и морским трансгрессиям и развивались автохтонно, что сделало их непохожими на таковые окружающих низменностей. До сих пор этот регион оставался мало затронутым хозяйственной деятельностью человека. Теперь он вошел в состав Тимано-Печорского территориально-производственного комплекса, где ведутся геолого-разведочные работы и увеличиваются объемы лесозаготовок, что неизбежно нарушает сложившуюся экологическую обстановку. В этой связи авторы выделили редкие растительные сообщества, нуждающиеся в охране, показав их на схеме, и сопроводили краткими описаниями. Среди них участки лиственничных лесов с кустарниковым подлеском и травяным и травяно-зеленомошным покровом, луговины с красочным составом разнотравья, в которых есть полезные и редкие виды растений (например, *Paeonia anomala*, *Pinguicula vulgaris* и др.). На выходах известняков карбона «Шепины горы» обнаружены 10 видов реликтовых растений, а на выходах «Приступка» — 18 и т. д. Статья написана с большим знанием объектов, с желанием сохранить богатейшее разнообразие растительных сообществ уникального возвышенного плато Среднего Тимана, которые могут безвозвратно погибнуть без надлежащей охраны.

Продолжая разрабатывать идею необходимости охраны редких растений, З. Г. Улле в статье «О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы» (с. 37—47) на известняках р. Белой Кедвы и ручья Избель указывает 192 вида сосудистых растений, из них 55 видов (28%) являются реликтами.

Г. В. Железнова в статье «Бриофлора известняковых обнажений Среднего Тимана» (с. 48—56) приводит список мохообразных, среди которых 27 видов являются новыми не только для Коми АССР, но и для всего Северо-Востока европейской части СССР, в том числе 4 вида указываются впервые. Сведения о бриофлоре представляют большой интерес, так как при освещении растительности многих регионов они отсутствуют или явно недостаточны.

Б. И. Груздев, Т. А. Бобылева в статье «Пограничные и редкие виды растений в бассейне р. Лузы» (с. 57—63) останавливаются на анализе флоры бассейна этой реки, протекающей по югу Коми АССР и северо-западу Кировской обл. В трех таблицах и их обсуждении отмечаются 70 видов редких растений, более 30 которых имеют северные и восточные границы распространения в этом бассейне. Все они и их сообщества нуждаются в охране.

Несколько иному аспекту посвящена статья Т. Г. Мелеховой и А. И. Мелехова, иавванная «Редкие и исчезающие виды флоры СССР в Ботаническом саду Сыктывкарского госуниверситета» (с. 64—70). В коллекции сада собрано

800 видов дикорастущей флоры СССР, в том числе 50 редких охраняемых растений, среди которых 20 — общесоюзного значения. Массовый интродукционный эксперимент показывает возможность содержания в культуре многих редких видов дикорастущей флоры СССР разных географических ареалов. По мнению автора, потомство, полученное из семян интродуцированных видов, обладает более широкими экологическими амплитудами приспособления. В статье приведены списки 20 видов растений флоры СССР с краткими характеристиками поведения их в условиях Ботанического сада и 30 объектов для региональной охраны. Ведущаяся в саду работа расширяет возможности охраны редких и исчезающих видов растений.

Статья Р. Н. Алексеевой «Урожайность клюквы на болотах Средней тайги» (с. 71—79) посвящена итогам изучения условий существования и продуктивности ягод клюквы в разных экологических условиях. Оптимальными для плодоношения клюквы на болотах средней тайги Коми АССР являются условия мезоолиготрофных пушицево-сфагновых и осоково-шейхцериево-сфагновых, а также олигомезотрофных кустарничково-пушицево-сфагновых сообществ, слабо облесенных и не облесенных с близким залеганием грунтовых вод (5—18 см). Решающее значение для урожая ягод клюквы имеют погодные условия во время цветения и завязывания плодов. Проводящаяся на болотах мелиорация, нарушая благоприятные условия развития клюквы, снижает выход продукции ягод этого ценного витаминоносного растения, а иногда влечет за собой его гибель.

В. Б. Ларин в статье «Проблемы рационального использования и воспроизводства лесных ресурсов в Коми АССР» (с. 80—86) рассматривает аспекты этой важной проблемы с двух сторон. Отмечая положительные сдвиги в более полном и комплексном использовании лесных ресурсов, автор обстоятельно рассматривает негативные явления: ежегодное оставление древесины на лесосеках, у погрузочных площадок и вдоль лесовозных дорог. На лесосеках, кроме того, остаются пни, ветви, сучья, вершины деревьев, которые могли бы использоваться для приготовления древесно-стружечных плит, целлюлозы, хвойно-витаминной и древесной муки и мн. др. Большое внимание уделяет автор воспроизводству хвойных лесов, которое, как показали специальные исследования, — неудовлетворительно, несмотря на наличие достаточного самосева и подроста. Рассматриваются пути рационального ведения лесного хозяйства, особенно в районе развертывания деятельности Тимано-Печорского территориально-производственного комплекса на базе топливно-энергетических рудных и лесосырьевых ресурсов. В статье поднимается крупная проблема народного хозяйства республики, правильное решение которой даст большой экономический эффект.

Статья Н. А. Рыжовой «Долинные леса р. Вычегды» (с. 87—94) посвящена растительности современных экологических рядов и возможным изменениям растительных сообществ при увеличении влажности почвы как поверхностными, так и грунтовыми водами. Автор умалчивает о том, что подобные исследования представляют как научный, так и практический интерес в связи с проектируемой переброской вод р. Печоры и ее притоков на юг и созданием водохранилищ. Анализируя современное соотношение экологических групп растений, автор делает вполне обоснованные прогнозы возможных изменений в травяном, моховом и кустарничковом ярусах как показателей ухудшения или улучшения лесных сообществ. Большинство прогнозируемых изменений имеет негативный характер.

Н. С. Котелина, Ю. М. Шехонин, Н. Б. Арчегова в статье «Долголетние луга среднетаежной подзоны Коми АССР» (с. 95—105) анализируют наблюдения за долголетними посевами клеверо-тимофеечной смеси в Вильгортском отделении совхоза «Сыктывкарский». Сообщается, что при хорошей подготовке почвы и регулярном удобрении названная травосмесь в течение 10 лет давала 25—20 ц/га сена с преобладанием сеяных компонентов и постепенно внедрившихся дикорастущих луговых растений.

Прекрасный результат дал и посев сложной травосмеси костра безостого, ежи сборной, овсяницы луговой, тимофеевки луговой, лисохвоста лугового, канареечника тростниковидного и клевера красного, которая в среднем за 19 лет давала по 300 ц/га зеленой массы в год на государственной сельскохозяйственной опытной станции Коми АССР. На 20-й год жизни урожай был 275 ц/га, при этом из травостоя выпали только канареечник и клевер. В обоих случаях произошли окультуривание почв и формирование устойчивой дернины. Рассмотрены опыты с посевами многолетних трав на мелиорированных землях при соблюдении всех правил осушения, обработки, удобрения, подбора видов трав и т. п. Наилучшие результаты дали травосмеси костра безостого и канареечника тростниковидного. На 9-й год жизни эти виды составляли 69—70% состава травостоя. Особенно хорошие результаты дает посев этого вида местными семенами. В течение 6 лет его урожай за 2 укоса был не меньше 100 ц/га сена. Приведенные примеры убедительно доказывают возможность и целесообразность создания долголетних высокопродуктивных сеяных лугов в среднетаежной зоне республики.

В статье В. А. Мартыненко «Видовой состав растений пойменных лугов р. Мезени» (с. 106—112) дан анализ флоры лугов, выделены экологические группы с их географическими ареалами. Дается высокая оценка кормовых качеств луговых растений и указывается возможность сбера их семян для использования в травосеянии. Высказывается мысль о целесообразности создания заказников луговых сообществ, особенно на островах р. Мезени, где их сохранность будет обеспечиваться трудной доступностью территории для туристов, а также для выпаса скота. Хотя в начале статьи сказано, что луга этой долины сравнительно мало изучены, но ничего принципиально нового не сообщает о них и автор.

Л. П. Турубанова в статье «Естественные популяции канареечника тростниковидного, подлежащие охране» (с. 113—121) пишет о широком распространении канареечника, его способности формировать монодоминантные фитоценозы с высокой продуктивностью и хорошим качеством в долинах многих рек Коми АССР. Отмечается также, что из него можно создавать агрофитоценозы, где даже на 7-й год жизни он дает 99.7% общей массы урожая в 100 ц га сена за 2 укоса. Высказывается опасение по поводу возможной гибели обширных площадей, занятых этим ценным кормовым злаком, из-за беспорядочно проводимой мелиорации лугов, в связи с чем встает вопрос об организации их охраны. О канареечниковых лугах, их исключительной ценности и необходимости их охраны в естественных местообитаниях и в культуре опубликовано немало работ, и настоящая статья еще раз обращается к этому вопросу.

Е. С. Братенкова в статье «Рациональное использование культурных пастбищ Коми АССР» (с. 122—129) сообщает, что, по данным Министерства сельского хозяйства, в Коми АССР насчитывается 79.5 тыс. га пастбищ, но на долю улучшенных, включая культурные, приходится всего 8.3% общей площади. Однако и они вследствие неправильного использования и несоблюдения мер ухода за ними быстро вырождаются. Приводятся данные о положительных результатах применения загонной системы использования пастбищ и ухода за ними на Вильгортской научно-экспериментальной биологической станции Коми филиала АН СССР и в совхозе «Межадорский». Статья подтверждает основные приемы создания, ухода и эксплуатации культурных пастбищ в специфических условиях центральной части республики, которые необходимо внедрять на всей площади улучшаемых и культурных пастбищ.

Заканчивая рецензию, необходимо отметить научную и прикладную ценность всех статей по охране и рациональному использованию растительных ресурсов, учитывая нарастающее антропогенное воздействие на природные процессы в условиях промышленного освоения территории республики.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 22 II 1983

CONTENTS

Page

Gamaley Yu. V. The leaf anatomy of Gobi plants 569

Belyayev A. A. Seed anatomy in some representatives of the family *Campanulaceae* 585

Iljinskaja I. A., Pneva G. P. Ferns of the Oligocene flora of the Ashutas mountain in Kazakhstan 595

Chelebajeva A. I. The genus *Cordia* (*Boraginaceae*) from the Palaeogene of Kamchatka and adjacent territories 605

Ronginskaya A. V. Anthropogenic succession of meadow vegetation from the Salair block 616

Titov Yu. V., Neskriabina E. S., Druzina V. D. The response of the Hoper River flood plain herbaceous communities to natural and anthropogenic factors 624

Guricheva N. P., Buyevich Z. G., Sukhoverko R. V. The effect of the reserve regime upon *Stipa baicalensis* steppes of Eastern Khangay (Mongolian People's Republic) 636

COMMUNICATIONS 648

Vitkus A. A. The growth and morphological specific features of roots and rhizomes in *Lathyrus maritimus* (*Fabaceae*). (648). — **Shelyag-Sosonko Y. R., Dubyna D. V.** Flora of «The Danube marshes» state reserve. (654). — **Popova E. N., Mekeda T. N.** Environmental role of *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) in Badhyz conditions. (662). — **Dzhafarova S. K.** On the morphology of *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*). (671). — **Dimitriev A. V., Krasnov N. A., Nerogova R. T., Teplova L. P.** *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) in the Chuvash, Mari and Tatar autonomous Soviet Socialist republics. (674). — **Baturina L. R.** On the rare and little studied blue-green alga *Cylindrospermum gregarium* (*Anabaenaceae*). (676). — **Agapova N. D.** A karyotype of *Ranunculus tenuilobus* (*Ranunculaceae*). (678). — **Sytin A. K.** Cytotaxonomic studies in some caucasian species of the section *Onobrychium* of the genus *Astragalus* (*Fabaceae*). (680). — **Doronkin V. M., Krasnikov A. A.** Cytotaxonomic studies in some Siberian species of the genus *Iris* (*Iridaceae*). (683).

NEW TAXA 686

Botschantzev V. P. Two new species of the genus *Salsola* (*Chenopodiaceae*) for Saudi Arabia. (686). — **Probatova N. S., Yurtzev B. A.** New taxa of the family *Poaceae* from the North-East of the USSR. (688). — **Kurbanov D. K.** A new species of the genus *Tanacetopsis* (*Asteraceae*) from Turkmenia. (692).

FLORISTIC FINDINGS 693

Mikheev A. D. Supplement to the flora of the Ulyanovsk District. (693).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 699

Gerasimenko G. G., Kolodjazhny S. Th. On the method of comparicon of vegetation classifications. (699). — **Snigirevskaya N. S.** On the field technique of fossil wood collection in connection with the problem of the reconstruction of archaeopterids. (705).

OBITUARIES 711

Gadjiev V. D., Kuliyev V. Sh. Valida Khazbulatovna Tutayuk (23 IX 1914—12 XI 1980). (711).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 715

Vassilchenko I. T. *Brezhnev D. D., Korovina O. N.* Wild allies of cultivated plants in the USSR flora. 1981. (715). — **Raskatov P. B.** *Zhukovsky P. M.* Botany. 1982. (717). — **Matvejeva E. P.** (*A. review*). Protection and rational use of plant resources of the North. 1982. (721).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Гамалей Ю. В. Анатомия листа у растений пустыни Гоби 569

Беляев А. А. Анатомия семян некоторых представителей семейства *Campanulaceae* 585

Ильинская И. А., Пнева Г. П. Папоротники олигоценовой флоры горы Ашутас в Казахстане 595

Челебаева А. И. Род *Cordia* (*Boraginaceae*) в палеогене Камчатки и сопредельных территорий 605

Ронгинская А. В. Антропогенные смены луговой растительности Салаирского кряжа 616

Титов Ю. В., Нескрябина Е. С., Друзина В. Д. Реакция травяных сообществ поймы р. Хопер на природные и антропогенные факторы 624

Гуричева Н. П., Буевич З. Г., Суховерко Р. В. Влияние заповедного режима на байкальскоковыльные степи Восточного Хангая (МНР) 636

СООБЩЕНИЯ 648

Виткус А. А. Рост и морфологические особенности корней и корневищ *Lathyrus maritimus* (*Fabaceae*). (648). — **Шеляг-Сосонко Ю. Р., Дубына Д. В.** Флора государственного заповедника «Дунайские плавни». (654). — **Попова Е. Н., Мекеда Т. Н.** Средообразующая роль *Pistacia vera* (*Anacardiaceae*) в условиях Бадхыза. (662). — **Джафарова С. К.** К морфологии *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*). (671). — **Димитриев А. В., Краснов Н. А., Нерогова Р. Т., Теплова Л. П.** *Hordeum jubatum* (*Poaceae*) в Чувашской, Марийской и Татарской АССР. (674). — **Батурина Л. Р.** О редкой и недостаточно изученной синезеленой водоросли *Cylindrospermum gregarium* (*Anabaenaceae*). (676). — **Агапова Н. Д.** Кариотип *Ranunculus tenuilobus* (*Ranunculaceae*). (678). — **Сытин А. К.** Цитотаксономическое изучение кавказских видов секции *Onobrychium* рода *Astragalus* (*Fabaceae*). (680). — **Доронькин В. М., Красников А. А.** Цитотаксономическое исследование сибирских видов рода *Iris* (*Iridaceae*). (683).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 686

Бочанцев В. П. Два новых вида рода *Salsola* (*Chenopodiaceae*) для Саудовской Аравии. (686). — **Пробатова Н. С., Юрцев Б. А.** Новые таксоны семейства *Poaceae* с северо-востока СССР. (688). — **Курбанов Д. К.** Новый вид рода *Tanacetopsis* (*Asteraceae*) из Туркмении. (692).

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 693

Михеев А. Д. Дополнение к флоре Ульяновской области. (693).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 699

Герасименко Г. Г., Колодяжный С. Ф. О методе сравнения классификаций растительности. (699). — **Снигиревская Н. С.** К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции археоптерисовых. (705).

ПОТЕРИ НАУКИ 711

Гаджиев В. Д., Кулиев В. Ш. Валида Хазбулатовна Тутаюк (23 IX 1914—12 XI 1980). (711).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 715

Васильченко И. Т. *Брежнев Д. Д., Коровина О. Н.* Дикие сородичи культурных растений флоры СССР. 1981. (715). — **Раскатов П. Б.** *Жуковский П. М.* Ботаника. 1982. (717). — **Матвеева Е. П.** (*Рецензия*). Охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера. 1982. (721).

К СВЕДЕНИЮ ЧИТАТЕЛЕЙ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА»

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР» ПРЕДЛАГАЕТ ВАШЕМУ ВНИМАНИЮ КНИГИ ЗАРУБЕЖНЫХ УЧЕНЫХ ПО БИОЛОГИИ, КОТОРЫЕ ВЫЙДУТ В СВЕТ В 1985 г.

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

Кимура М. Молекулярная эволюция. Теория нейтрализма / Пер. с англ., 28 л., 3 р. 20 к.

Эволюция генома / Под ред. Г. Доувера, Р. Флейвелла. Пер. с англ., 23 л., 3 р. 20 к.

ОБЩАЯ ГЕНЕТИКА

Мазер К., Джинкс Дж. Биометрическая генетика / Пер. с англ., 31 л., 5 р. 10 к.

Методы генетики соматических клеток: В 2-х томах / Под редакцией Дж. Шея. Пер. с англ., 46 л., 7 р. 20 к. за комплект.

ОБЩАЯ БИОФИЗИКА, БИОХИМИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ. МОЛЕКУЛЯРНАЯ БИОЛОГИЯ.

Бэгшоу К. Мышечное сокращение / Пер. с англ., 6 л., 70 к.

Сим Э. Биохимия мембран / Пер. с англ., 6 л., 70 к.

Скоупс Р. Методы очистки белков / Пер. с англ., 22 л., 3 р. 50 к.

Хьюз Р. Гликопротеины / Пер. с англ., 6 л., 70 к.

ОБЩАЯ ЭКОЛОГИЯ И БИОГЕОГРАФИЯ

Харборн Дж. Введение в экологическую биохимию / Пер. с англ., 20 л., 2 р. 40 к.

Шульц В., Уикер Ф. Радиоэкологические методы / Пер. с англ., 23 л., 3 р. 60 к.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Берри Д. Биология дрожжей / Пер. с англ., 5 л., 60 к.

Ланчини Д., Паренти Ф. Антибиотики / Пер. с англ., 18 л., 1 р. 70 к.

БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений: В 2-х томах / Пер. с англ., 74 л., 6 р. 10 к. за комплект.

Дёрфлинг К. Гормоны растений / Пер. с нем., 15 л., 2 р. 20 к.

ЗООЛОГИЯ

Росс Г., *Росс Ч.*, *Росс Д.* Энтомология / Пер. с англ., 44 л., 3 р. 60 к.

БИОФИЗИКА, БИОХИМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Николс Д. Биоэнергетика. Введение в хемиосмотическую теорию / Пер. с англ., 13 л., 1 р. 40 к.

Норман Д. Память и научение / Пер. с англ., 8 л., 70 к.

Хамори И. Долгий путь к мозгу человека / Пер. с венг., 7 л., 65 к.

ПОДПИСНЫЕ ИЗДАНИЯ

Албертс Б., *Брей Д.*, *Льюис Дж.*, *Рэфф М.*, *Робертс К.*, *Уотсон Дж.* Молекулярная биология клетки: В 5-и томах (т. 1 — 1985 г.; тт. 2—5 — 1986 г.) / Пер. с англ., 132 л., 11 р. 50 к. за комплект.

Ленинджер А. Основы биохимии: В 3-х томах / Пер. с англ., 101 л., 8 р. 50 к. за комплект.

Физиология человека: В 4-х томах (тт. 1 и 2 — 1985 г.; тт. 3 и 4 — 1986 г.) / Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. Пер. с англ., 106 л., 9 р. 20 к. за комплект.

Тираж книги определяется числом собранных заказов. Только своевременно оформленный заказ гарантирует Вам приобретение книги.

Предварительный заказ можно оформить во всех книжных магазинах сразу же после поступления аннотированного плана издательства «Мир» на 1985 г. и не позже мая—июня 1984 г.

Издательство «Мир»

К ст. И. А. Ильинской, Г. П. Пневой, рис. 2—5, стр. 601

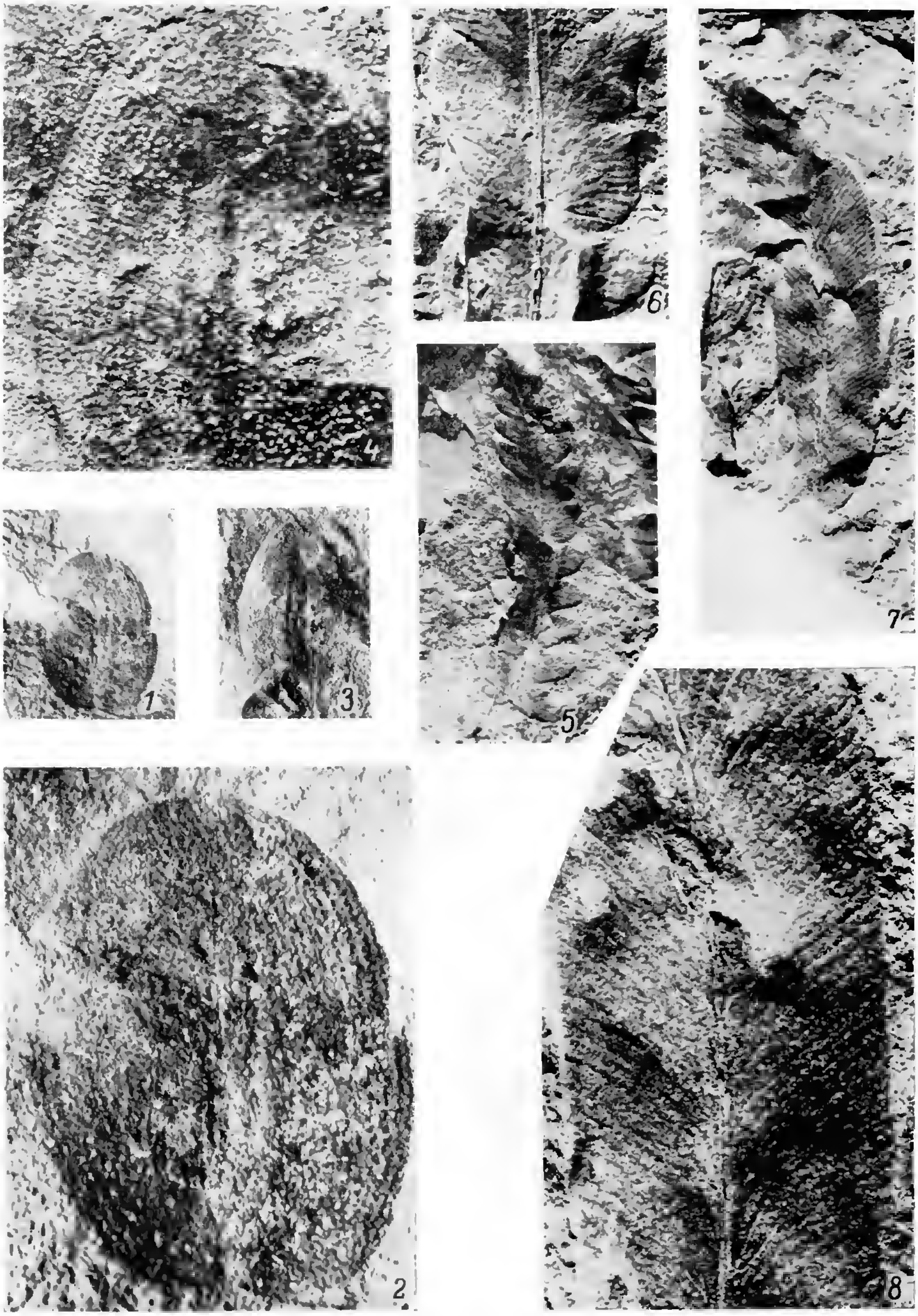


Рис. 2. *Salvinia mildeana* (*1—4*), *Woodwardia endoana* (*5, 6*) и *Osmunda heeri* (*7, 8*).

1 — надводный лист, колл. 500, отп. 61; *2* — тот же лист, ×3; *3* — почти целый надводный лист, колл. 500, отп. 74; *4* — тот же лист, ×3; *5* — небольшое узкое перо, колл. 499, отп. 138; *6* — то же перо, ×3; *7* — крупное перышко, колл. 496, отп. 12; *8* — то же перышко, ×3.

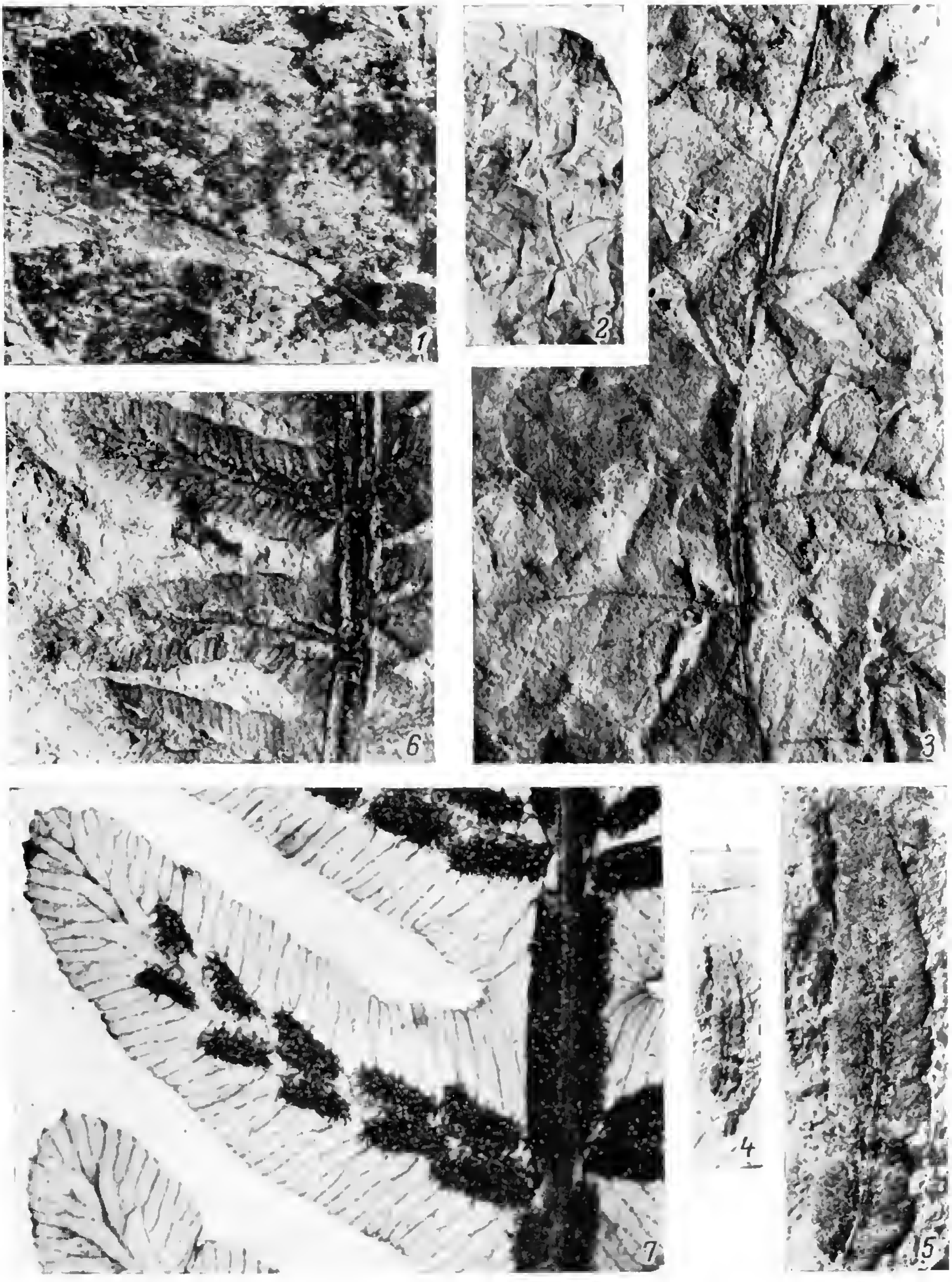


Рис. 3. *Pteris* sp.? (*1*), *Dryopteris* sp.? (*2, 3*), *Woodwardia endoana* (*4—6*) и *W. virginica* (*7*).

1 — фрагмент пера, ×5, колл. 370, отп. 12; *2* — часть листа, колл. 2113, отп. 724; *3* — фрагмент того же листа, ×3; *4* — маленькое перо, колл. 499, отп. 62; *5* — то же перо, ×3; *6* — фрагмент пера, ×3, колл. 499, отп. 155 (его натуральную величину см. рис. 4, *3*); *7* — фрагмент пера, ×5 (его натуральную величину см. рис. 4, *4*).

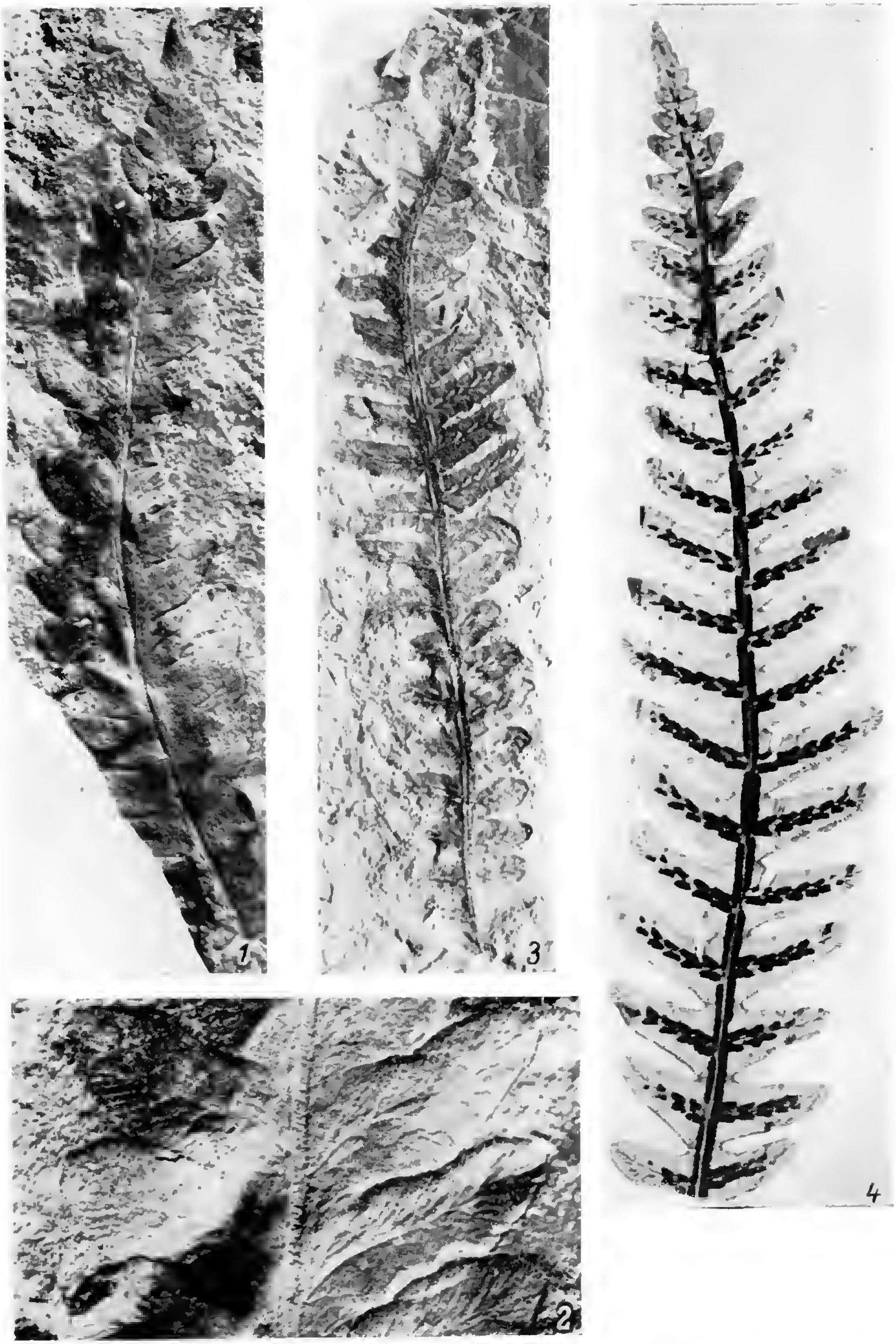


Рис. 4. *Woodwardia endoana* (*1—3*) и *W. virginica* (*4*).

1 — крупное стерильное перо, колл. 499, отп. 59; *2* — фрагмент того же пера, ×3; *3* — крупное фертильное перо, колл. 499, отп. 155 (его увеличенную деталь см. рис. 3, *6*); *4* — перо современного листа (его увеличенную деталь см. рис. 3, *7*).

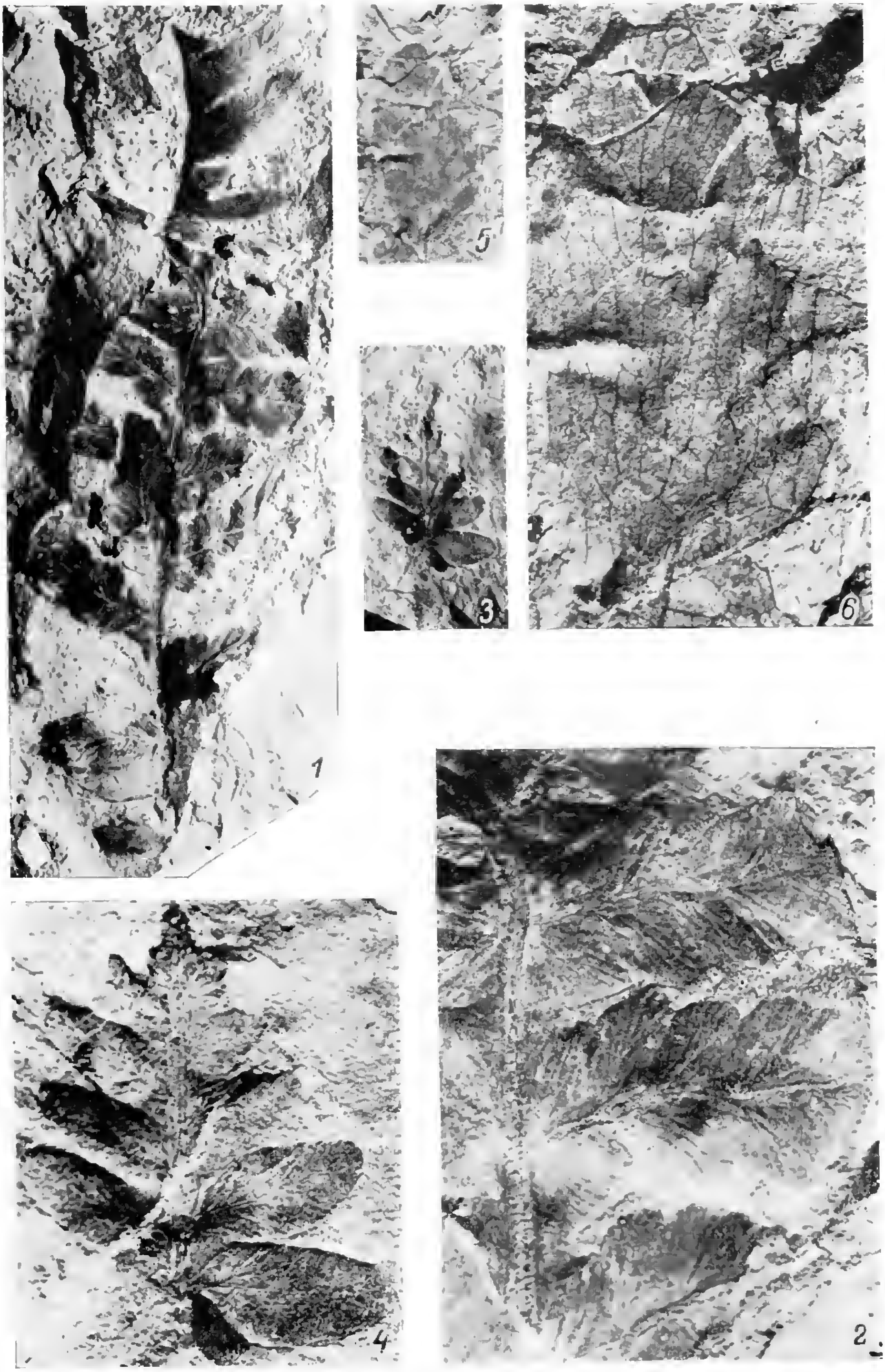


Рис. 5. *Woodwardia endoana* (*1—4*) и *Onoclea sensibilis* (*5, 6*).

1 — дваждыперистый лист, колл. 499, отп. 157; *2* — тот же лист, ×3; *3* — небольшое короткое и широкое перо, колл. 500, отп. 75; *4* — то же перо, ×3; *5* — сегмент, колл. 2113, отп. 749а; *6* — тот же сегмент, ×3.

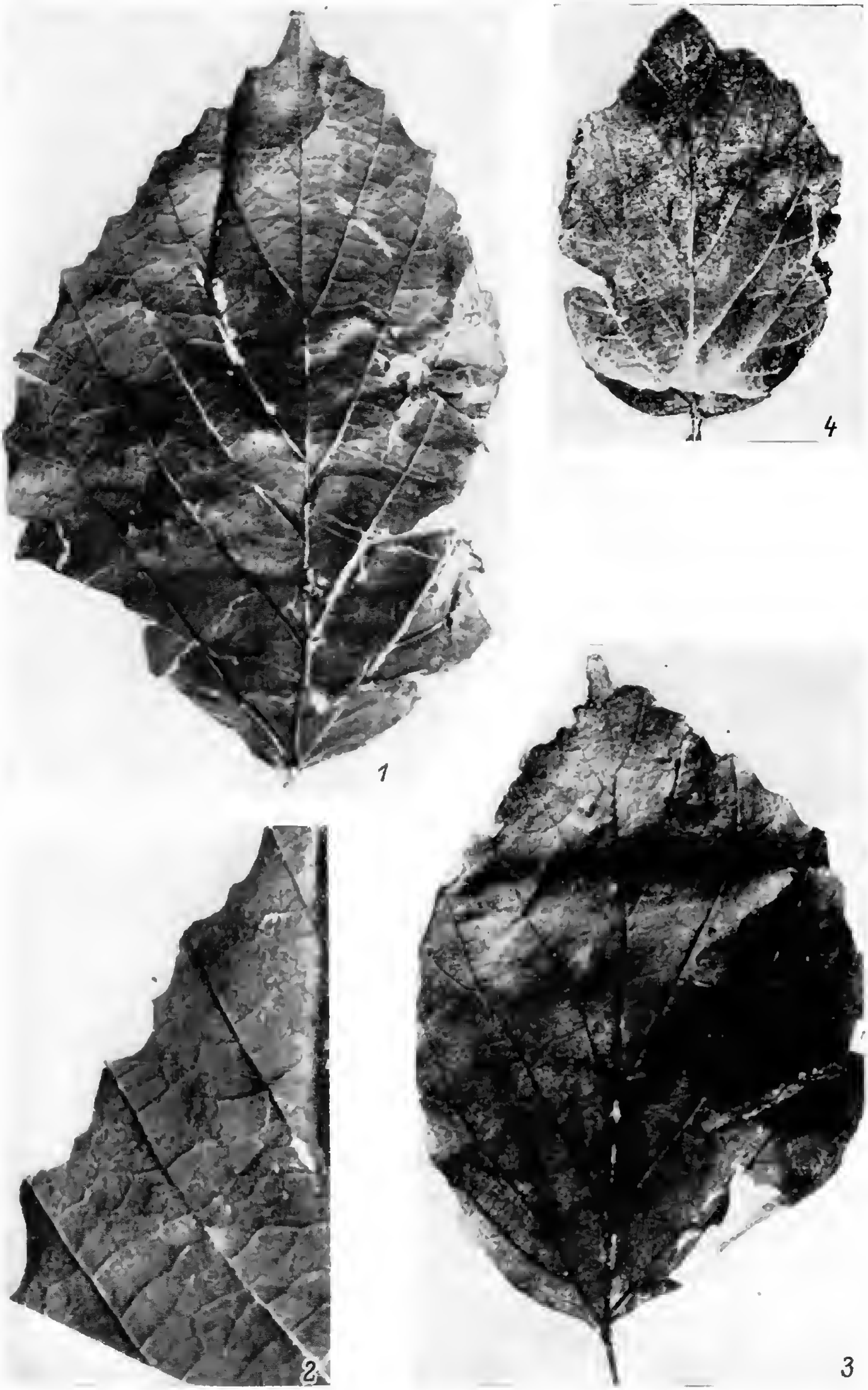


Рис. 3. *Cordia kamtschatica.*

1 — экз. 8206 : 9А, голотип; *2* — то же, деталь, ×2; *3* — экз. 8206 : 1А; *4* — экз. 8119 : 11.

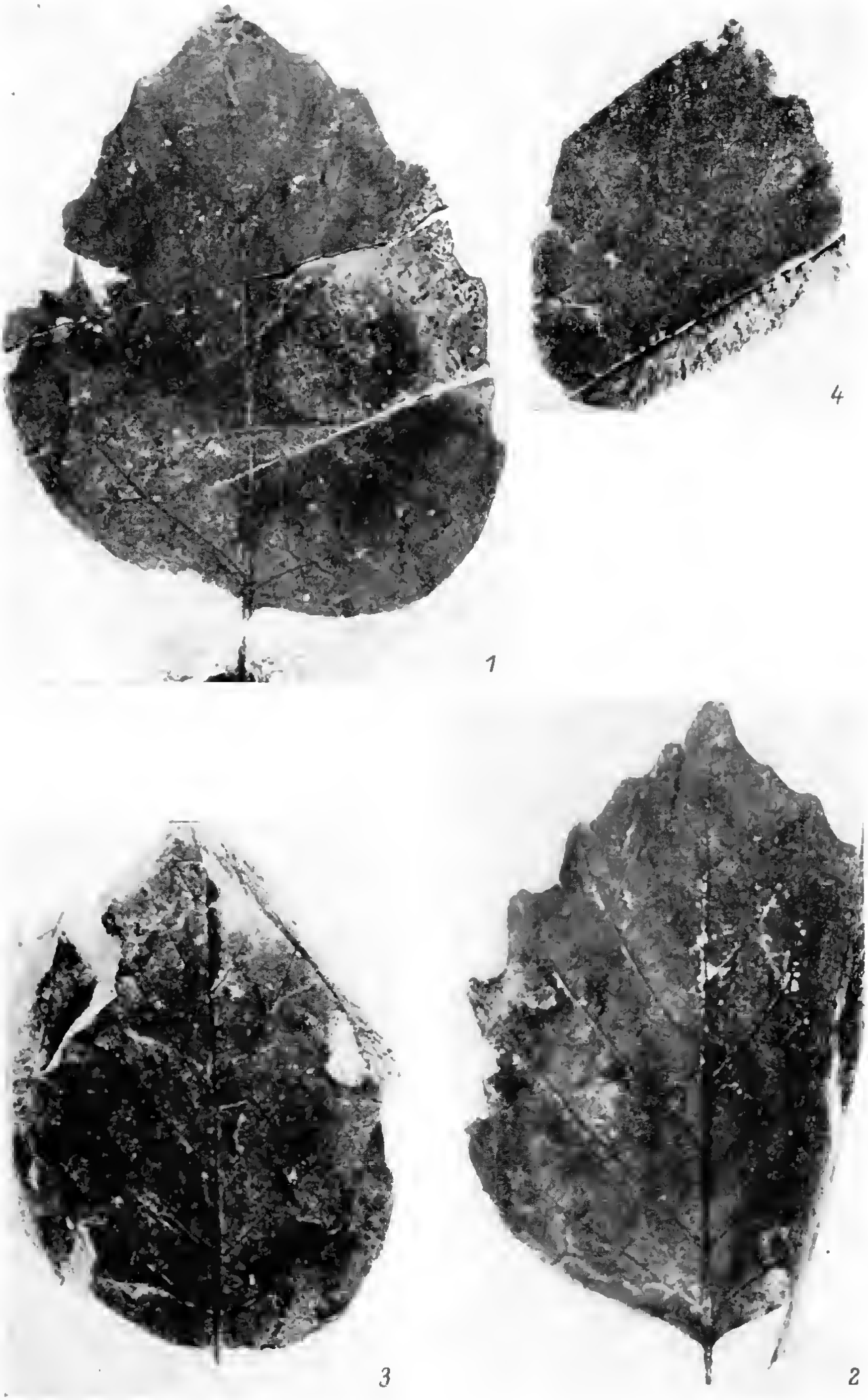


Рис. 6. *Cordia ochotensis.*

1 — экз. 8101 : 46, голотип; *2* — экз. 8101 : 89; *3* — экз. 8101 : 15Д; *4* — экз. 8101 : 116п.

К ст. С. К. Джафаровой рис. 1 стр. 64

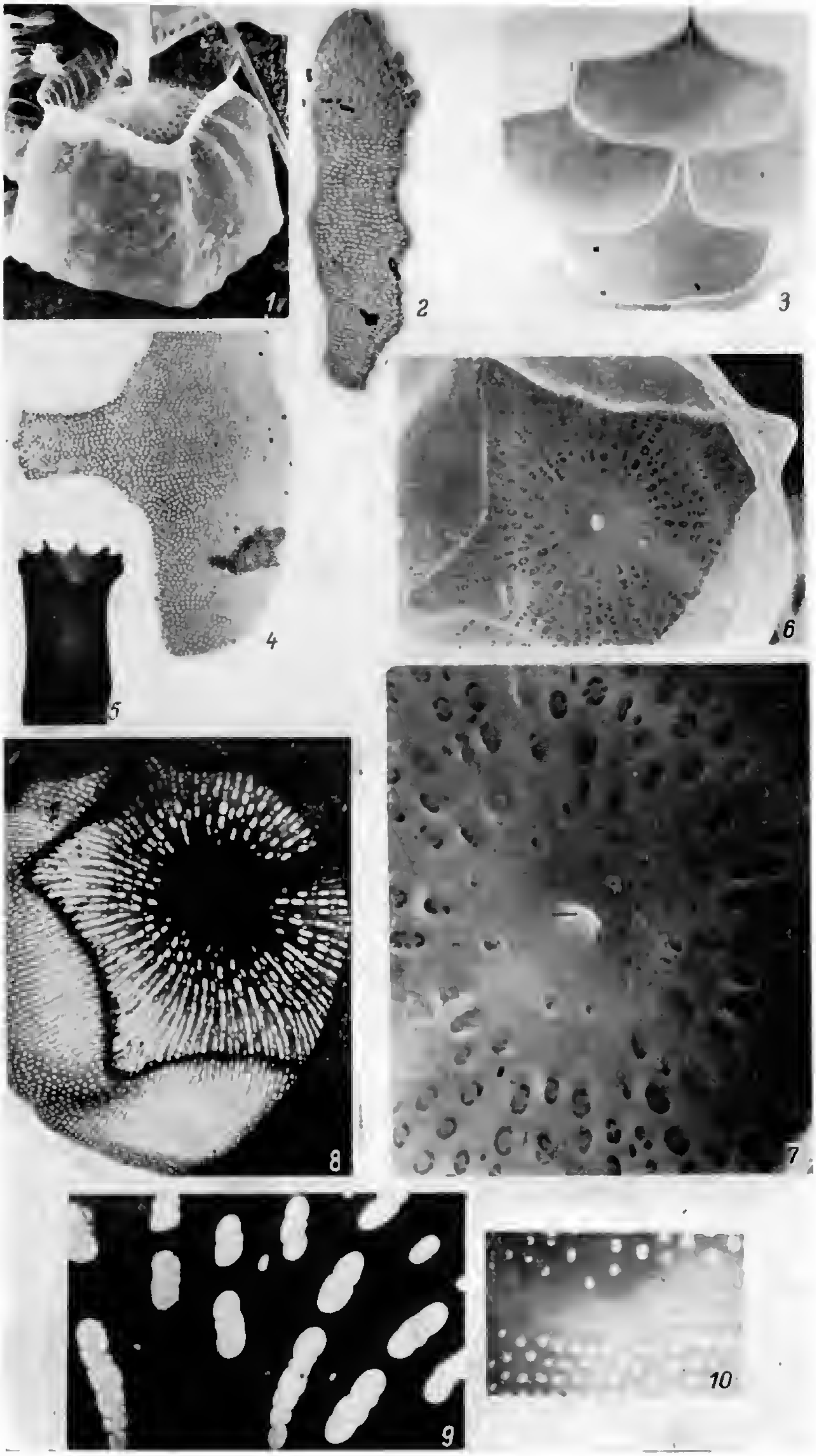


Рис. 1. *Ditylum brightwellii.*

1 — створка, *2* — сегмент, *3* — фрагмент поясковой зоны, *4* — сегмент, *5* — свободный конец трубки двойного двугубого выроста, *6* — внутренняя поверхность створки, *7* — то же (фрагмент), *8* — шестилучевая створка. *9* — ультраструктура створки, *10* — соединение загиба створки с вальвокопулой. *1*, *6*, *7* — СЭМ; *2*—*5*, *8*—*10* — ТЭМ. Увел.: *1*, *3* — 2000; *2*, *4*, *8* — 3000; *5*, *10* — 10 000; *6*, *7* — 4000; *9* — 8000. *1*—*6*, *8*, *10* — контактная печать; *7*, *9* — увеличено в 2 раза при печати.

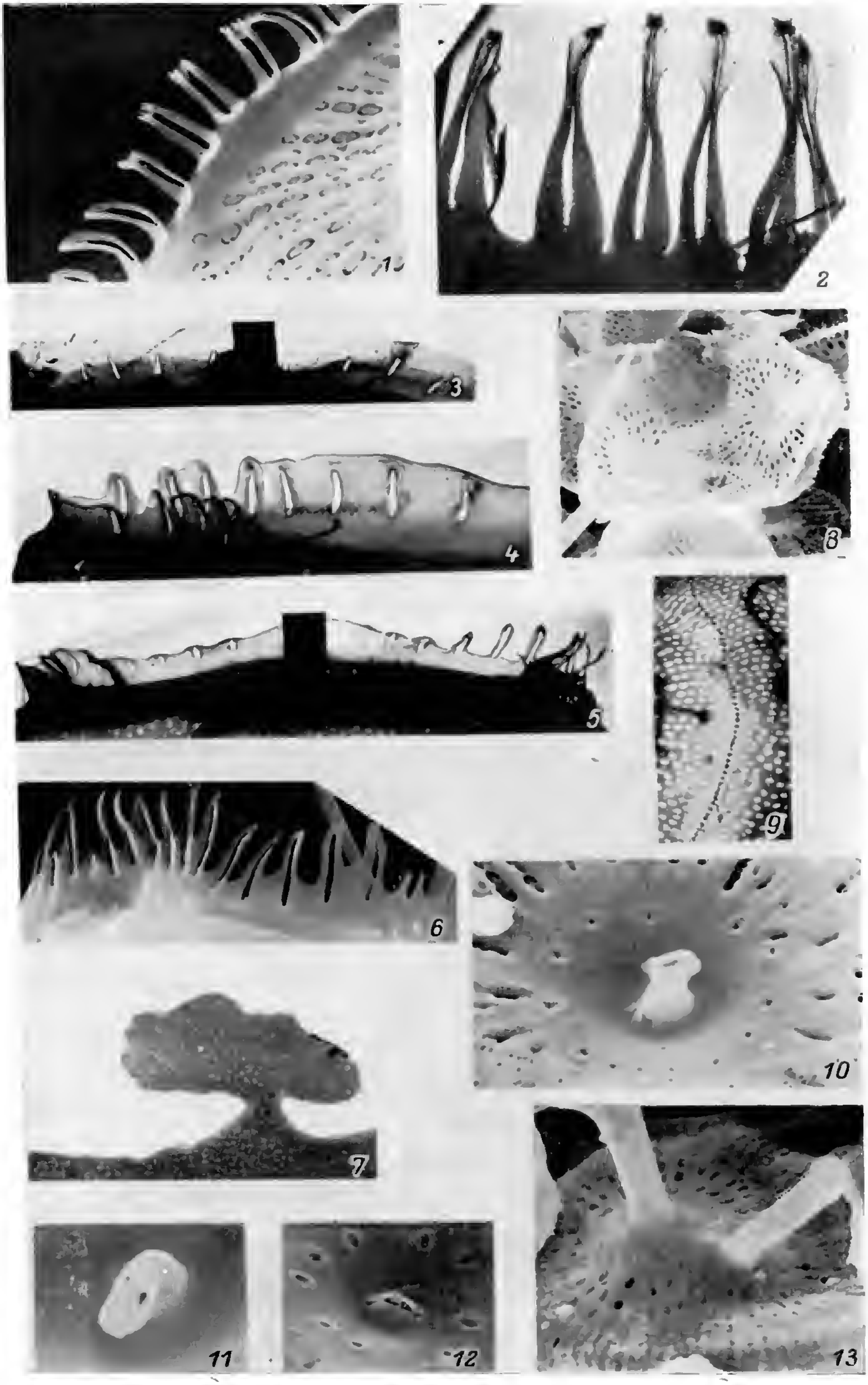


Рис. 2. *Ditylum brightwellii.*

1 — часть наружной поверхности створки с краевым гребнем; *2* — фрагмент краевого гребня; *3*—*6* — последовательные стадии морфогенеза краевого гребня; *7* — кремниевая пластинка, развивающаяся на конце лигулы сегмента; *8* — сдвоенные створки, внутренняя поверхность; *9* — граница соединения сдвоенных створок; *10*—*12* — центральная часть внутренней поверхности створок; *13* — наружная поверхность створки с двумя центральными выростами. *1*, *6*, *8*, *10*—*13* — СЭМ; *2*—*5*, *7*, *9* — ТЭМ. Увел.: *1*, *11* — 10 000, *2* — 8000; *3*, *5* — 4000; *4*, *12* — 6000; *6*, *10* — 7800; *7*, *9* — 3000; *8* — 2000; *13* — 4400. *1*—*6*, *8*—*13* — контактная печать; *7* — увеличено в 2 раза при печати.